

الطبعة الثانية

الحشرات

التركيب و الوظيفة

الجزء الثانى

تأليف

ر. ف. شابمان

ترجمة

أ.د. أحمد [illegible] عبد السلام

[illegible] جاد الله

[illegible] أحمد

[illegible] الشعراوى

أ.د. أحمد على جمعه

أ.د. منير محمد متولى

مراجعة

أ.د. عصمت عبد القادر القاضى

الدار العربية للنشر والتوزيع



الحشرات

التركيب و الوظيفة

الحشرات

التركيب و الوظيفة

تأليف

د. ف. شابمان

ترجمـــة

د. أحمد لطفى عبد السلام
رئيس قسم وقاية النبات
كلية الزراعة جامعة الأزهر

د. أحمد على جمعة
أستاذ الحشرات الاقتصادية
كلية الزراعة - جامعة عين شمس

د. أحمد اسماعيل جاد الله
أستاذ الحشرات الاقتصادية
كلية الزراعة - جامعة الأزهر

د. منير محمد متولى
أستاذ الحشرات الاقتصادية
كلية الزراعة - جامعة الأزهر

د. فائزة مرعى أحمد
أستاذ الحشرات المساعد
كلية الزراعة - جامعة عين شمس

مراجعـــة

د. محمد فوزى الشعراوى
نائب رئيس جامعة عين شمس

د. عصمت عبد القادر القاضى
أستاذ الحشرات كلية الزراعة
جامعة عيـن شمـس



الدار العربية للنشر والتوزيع

حقوق النشر :

THE INSECTS

Structure and Function

★English Edition: ★ الطبعة الانجليزية

The English Language Book Society
and
Hodder and Stoughton

★ Arabic Edition: ★ الطبعة العربية :

الطبعة العربية الأولى ١٩٨٧
الطبعة العربية الثانية ١٩٨٨

ISBN. 977-1475-28-2

The Chanteclair House 9th Floor,
2, Sophoulis street, Nicosia, Sypras

المحتويات

صفحة

القسم الأول

تناول الغذاء ومعدل الاستفادة منه

القسم الثانى
الصدر والحركة

القسم الثالث
البطن ، التناسل والتطور

القسم الرابع
الجهاز العصبى والجهاز الحسى

القسم الخامس
الدم ، الهرمونات والفرمونات

مقدمة الناشر

يتزايد الاهتمام باللغة العربية فى بلادنا يوماً بعد يوم ، ولاشك أنه فى الغد القريب ستستعيد عيد اللغة العربية هيبتها التى طالما امتهنت واذلت من أبنائها وغير أبنائها ، ولاريب فى أن إذلال لغة أية أمة من الأمم هو إذلال ثقافى وفكرى للأمة نفسها ، الأمر الذى يتطلب تضافر جهود أبناء الأمة رجالًا ونساءً ، طلاباً وطالبات ، علماء ومثقفين ، مفكرين وسياسيين فى سبيل جعل لغة العروبة تحتل مكانتها اللائقة التى اعترف المجتمع الدولى بها لغة عمل فى منظمة الأمم المتحدة ومؤسساتها فى أنحاء العالم ؛ لأنها لغة أمة ذات حضارة عريقة إستوعبت فيما مضى علوم الأمم الأخرى ، وصهرتها فى بوتقتها اللغوية والفكرية ، فكانت لغة العلوم والآداب ولغة الفكر والكتابة والمخاطبة .

إن الفضل فى التقدم العلمى الذى تنعم به دول أوروبا اليوم ، يرجع فى واقعة إلى الصحوة العلمية فى الترجمة التى عاشتها فى القرون الوسطى ، كان المرجع الوحيد للعلوم الطبية والعلمية والاجتماعية ، هى الكتب المترجمة عن العربية لابن سينا وابن الهيثم والفارابى وابن خلدون وغيرهم من عمالقة العرب . ولم ينكر الأوروبيون ذلك ، بل يسجل تاريخهم ما ترجموه عن حضارة الفراعنة والعرب والإغريق ، هذا يشهد بأن اللغة العربية كانت مطواعة للعلم والتدريس والتأليف ، وأنها قادرة على التعبير عن متطلبات الحياة وما يستجد من علوم وأن غيرها ليس بأدق منها ، ولا أقدر على التعبير .
ولكن ما أصاب الأمة من مصائب وجمود بدأ مع عصر الاستعمار التركى ثم البريطانى والفرنسى ، عاق اللغة من النمو والتطور وأبعدها من العلم والحضارة ، ولكن عندما أحس العرب بأن حياتهم لابد من أن تتغير ، وأن جمودهم لابد أن تدب فيه الحياة ، اندفع الرواد من اللغويين والأدباء والعلماء فى إنماء اللغة وتطويرها ، حتى أن مدرسة القصر العينى فى القاهرة ، والجامعة الأمريكية فى بيروت درّستا الطب بالعربية أول إنشائهما ، ولو تصفحنا الكتب التي ألفت أو تُرجمت يوم كان الطب يدرس فيها باللغة العربية لوجدناها كتباً ممتازة لا تقل جودة عن أمثالها من كتب الغرب فى ذلك الحين سواء فى الطبع أو حسن التعبير أو براعة الإيضاح ، ولكن هذين المعهدين تنكرا للغة العربية فيما بعد ، وسادت لغة المستعمر وفرضت على أبناء الأمة فرضاً ، إذ رأى الأجنبى أن فى خنق اللغة مجالًا لعرقلة تقدم الأمة العربية ، وبالرغم من المقاومة العنيفة التى قابلها ، إلا أنه كان بين المواطنين صنائع سبقوا الأجنبى فيما يتطلع إليه فتفننوا فى أساليب التملق له اكتساباً لمرضاته ، ورجال تأثروا بحملات المستعمر الظالمة يشككون فى قدرة اللغة العربية على استيعاب الحضارة الجديدة ، وغاب عنهم ما قاله الحاكم الفرنسى لجيشه الزاحف إلى الجزائر : « علموا لغتنا وانشروها حتى تَحكم الجزائر ، فإذا حَكمت لغتنا الجزائر ، فقد حكمناها حقيقة » .

فهل لى أن أوجه نداءً إلى جميع حكومات الدول العربية بان تبادر فى أسرع وقت ممكن إلى اتخاذ التدابير ، والوسائل الكفيلة بإستعمال اللغة العربية لغة تدريس فى جميع مراحل التعليم العام والمهنى ، والجامعى ، مع العناية الكافية باللغات الأجنبية فى مختلف مراحل التعليم لتكون وسيلة الإطلاع على تطور العلم والثقافة والانفتاح على العالم ، وكلنا ثقة من إيمان العلماء والأساتذة بالتعريب نظراً لأن استعمال اللغة القومية فى التدريس ييسر على الطالب سرعة الفهم دون عائق لغوى وبذلك تزداد حصيلته الدراسية ويُرتفع بمستواه العلمى ، وذلك تأصيلًا للفكر العلمى فى البلاد ، وتمكيناً للغة القومية من الأزدهار والقيام بدورها فى التعبير عن حاجات المجتمع وألفاظ ومصطلحات الحضارة والعلوم .

ولا يغيب عن حكومتنا العربية أن حركة التعريب تسير متباطئة أو تكاد تتوقف ، بل تُحارب أحياناً ممن يشغلون بعض الوظائف القيادية فى سلك التعليم والجامعات مما ترك الإستعمار فى نفوسهم عُقداً وأمراضاً ، رغم أنهم يعلمون أن جامعات إسرائيل قد ترجمت العلوم إلى اللغة العبرية وعدد من يتخاطب بها فى العالم لا يزيد على خمسة عشر مليون يهودياً ، كما أنه من خلال زياراتى لبعض الدول ، واطلاعى قد وجدت كل أمة من الأمم تدرس بلغتها القومية مختلف فروع العلوم والآداب والتقنية كاليابان وأسبانيا ودول أمريكا اللاتينية ، ولم تشكك أمة من هذه الأمم فى قدرة لغتها على تغطية العلوم الحديثة ، فهل أمة العرب أقل شأناً من غيرها !!

وأخيراً ونيابة عن المجموعة التى أشتركت معى حتى الآن فى الإشراف على نشر نحو مائة كتاب علمى مترجم ، نقطع عهداً بأن نحاول دائما أن نسير نحو الأفضل ، فنحن لا ندعى الكمال ، ولكن من المؤكد أن نجاحنا ليس وليد الصدفة ولكنه نتيجة جهد وعمل متواصل دءوب فى خدمة تعريب المناهج ، والكتب الدراسية طول عشر أعوام ، والتعاون والتوجيه المثمر والمخلص من أساتذة أفاضل على اتساع العالم العربى ، وعمل قومى بناء من هيئات التدريس بالجامعات العربية ، أخص منهم بالذكر هيئات التدريس بكليات الزراعة بجامعات عين شمس ، الزقازيق ، الأزهر ، المنصورة ، بنها والقاهرة .

وقد صدق الله العظيم حينما قال فى كتابه الكريم ﴿ **وَقُلْ اعْمَلُوا فَسَيَرَى اللهُ عَمَلَكُمْ وَرَسُولُه والمؤمنُون ، وستُردُّون إلى عالِمِ الغيب والشَّهَادَة فَيُنبئكم بما كُنْتم تَعْمَلون** ﴾ .

محمد دربالة

الدار العربية للنشر والتوزيع

مقدمة الطبعة العربية

﴿ الرحمن .. علم القرآن .. خلق الإنسان .. علمه البيان . ﴾
« صدق الله العظيم »

شاءت إرادة الله عز وجل أن يخرج للنور الجزء الثانى من كتاب « الحشرات .. التركيب والوظيفة » الذى أشرنا إليه فى مقدمة الجزء الأول والذى يحمل نفس العنوان ، بعد مجهود مشكور من جميع الإخوة الزملاء فى كليتى الزراعة جامعة عين شمس وجامعة الأزهر .

إن الموضوعات المدرجة بهذا الكتاب هى استكمال لموضوعات الجزء الأول ، ولو أنها أكثر عمقا وتخصصا ، ولذا نقدمها لأبنائنا من طلاب الدراسات العليا والباحثين والمهتمين بفروع علم الحشرات ومكافحة الآفات . وقد التزمنا فى تبويب هذا الجزء بنفس النظام الذى جاء بالجزء الأول ، آملين أن نكون قد وُفقنا فى ربط موضوعات الجزئين وصولا إلى التكامل بينهما .

ونرجوا أن يحوز الجزء الثانى الذى نقدمه الآن إعجاب السادة الزملاء أعضاء هيئة التدريس بالجامعات والباحثين فى مختلف فروع علم الحشرات ، ليكمل بذلك مسيرة الجزء الأول من هذا المرجع ، وبذلك يضم إلى قائمة مراجع علم الحشرات فى الوطن العربى ونأمل أن نكون قد وفقنا إلى ذلك وأضفنا للمكتبة العربية الجديد .

﴿ وقل اعملوا فسيرى الله عملكم ورسوله والمؤمنون ﴾
« صدق الله العظيم »

والله ولى التوفيق

القاهرة فى يناير ١٩٨٧

دكتور محمد فوزى الشعراوى
أستاذ الحشرات الاقتصادية
وعميد كلية الزراعة – جامعة عين شمس

مقدمة الطبعة الأجنبية

بدأ إهتمامي الخاص بالحشرات بتتبع سلوكها تحت وقع أحوال بيئية شتى ، ثم دفعت بى الرغبة إلى محاولة فهم الأفعال التى تقوم بها الحشرات وكيفية قيامها بهذه الأفعال مما جذب إنتباهى إلى الولوج فى خضم الدراسات المورفولوجية والفسيولوجية ، وبالتالى فإن الأسس المورفولوجية والإيكولوجية لدراسة الحشرات كان لها أعظم الأثر فى عمق إدراكى للحشرة ، ومن هنا طوّعت وجهة النظر هذه لتكون الركيزة فى تدريس علم الحشرات للطلبة المبتدئين وكذا ممن يدرسون دراسات عليا .

وبالرغم من وجود مراجع مرموقة شتى تتناول المورفولوجى والفسيولوجى والتاريخ الطبيعى للحشرات ، إلا أنه ليس منها من حاول محاولة جادة لوضع المورفولوجى والفسيولوجى جنبا إلى جنب ليربط بين كل هذه الدراسات وبين سلوك الحشرة تحت الظروف الطبيعية ، وليس القصد من ذلك جعل هذا الكتاب كتابا للدراسات المقارنة ، ولكننى أتعشم أن يُعطى صورة عامة لفهم تكتيك الحشرة على الأقل بالقدر الذى تسمح به المعلومات الحالية

ويعكس التنظيم العام لأقسام الكتاب وفصوله الخط الذى يجرى فيه تفكيرى الخاص ويمكن للمرء أن يحقق أى تنظيم ، ولكننى أتعشم أن تخدم المقدمات الموجزة التى يستهل بها أى فصل فى الربط بين الأقسام التى لا تكون العلاقة بينها واضحة . وفى ذيل كل مقدمة استهلالية ، سطرت مجموعة من أهم المراجع التى تخص كل موضوع . وبالإضافة إلى ذلك فقد ضمنت هذا الكتاب قائمة بأكثر المراجع أهمية حيث لا يكون موضوع ما قد عولج بما فيه الكفاية من خلال المراجع التى تناولت هذا الموضوع . فى معظم الفصول كان الأمر يجرى على تزويدها بأحدث المراجع ليس فقط من أجل رفع القيمة العلمية لموضوعاتها بل أيضا من أجل فتح ما استغلق من أبواب إلى مداخل هذه الموضوعات .

وقد يسر ذكر الأصول التى استنبطت منها الرسوم والأشكال تمهيد الطريق إلى الوصول إلى المنابع الأولى لهذه الأصول .

وإننى لمدين إلى كثير من الناس الذين ساعدونى فى إنجاز هذا الكتاب ، ولكن المعاناة الرئيسية كانت تلك التى قاستها أسرتى ، فقد كان لى فى صبرهم وحسن تفاهمهم نعم المعين ، وبدونهم لم يكن هذا الكتاب ليرى النور ، وبالإضافة إلى ذلك فقد تولت زوجتى عبء مراجعة وتمحيص المؤلَّف كله .

وقامت صديقتى دكتورة لينا وود بتقديم أعظم العون قيمة حينما ساهمت بوضع بعض الإضافات الثمينة إلى هذا المرجع ، وهذا هو نفس ما فعله السيد ت . هـ . هيوجز الذى قام بمراجعة الكثير من الفصول وزودها بأكثر من وسيلة مما يتمتع به من معرفة بعلم الحيوان

ومن الآخرين الذين ساهموا بنصائحهم القيمة دكتور س.و.ل بيمانت والسيد ج.و. كارتر والدكتور ل.راثبون ولا يقل عن هؤلاء فضلا تلامذتى الذين قادنى تفكيرهم إلى وضع الكثير من الأفكار والمنجزات وبالرغم من تضافر هذه الجهود الضخمة فإننى ما أزال أخشى من وجود بعض الأخطاء ، فإن وجدت فإننى أكون أنا المسئول الأول عنها .

وإننى لأدين نفسى كثيرا إلى البروفسور و.س. بُولُّوغ ناشر هذا المجلد ، فعن طريقه تلقيت التشجيع والنصيحة من وجوه شتى أثناء إنتاج وإظهار هذا الكتاب ، وأتمنى أن تكون مجهوداتى جزاءاً عادلاً له ، وقد ساهمت مطبعة الجامعات الإنجليزية مساهمةَ مفيدة فى إنجازنا هذا .

وإخيرا فإننى أسدى شكرى إلى السيدات اللائى قمن بنسخ هذا الكتاب على الآلة الناسخة وخصوصاً السيدة م.د بيكارد التى تحملت العبء الأكبر من هذا العمل وطوقت عنقى بجميل أتمنى أن أرد بعضه وقد ساهمت السيدة هـ لَايوِلْين والسيدة د.إسْبِلَرَ أيضا بنسخهما لبعض الأجزاء .

ر . ف . شابمان

القســم الأول

تناول الغذاء ومعدل الإستفادة منه

Ingestion and utilisalion of the food

الفصـــل الأول

الهضـم والإمتصاص

DIGESTION AND ABSORPTION

تعتمد الحشرات فى غذائها على أنواع كثيرة من الكائنات الحية النباتية والحيوانية والمواد العضوية الميته . وقد قسم بروس (Brues) عام ١٩٤٦ الحشرات إلى أربع فئات طبقا لعادات تناولها الطعام :

١ ـــ الحشرات التى تأكل النباتات ، ٢ ـــ المفترسات ، ٣ ـــ الحشرات التى تقتات القمامة ، ٤ ـــ الطفيليات (أنظر عادات الاغتذاء ـــ الجزء الأول ـــ الفصل الثانى ، صفحة ٤٠) . وعموما لا توجد مشكلة فى إيجاد الطعام لبعض الحشرات طالما أنه يوجد منتشراً فى بيئة الحشرة منذ فقس البيض . ولمزيد من الإيضاح عن إيجاد وتمييز الطعام للحشرات التى تأكل النباتات الخضراء وللمفترسات وللحشرات الماصة للدماء وللطفيليات الداخلية (أنظر الجزء الأول ـــ الفصل الثانى الصفحات ٤١ ـــ ٤٧) .

تختص القناة الهضمية أساسا بهضم وإمتصاص الطعام ، وترتبط الأجزاء المختلفة للقناة الهضمية بهاتين الوظيفتين . فى بعض الحشرات وخاصة تلك التى تتناول طعامها على صورة سائلة قد تبدأ عملية الهضم قبل تناول الطعام عن طريق حقن أو ارجاع الانزيمات من قناتها الهضمية إلى الخارج على الطعام . ولكن عموما يحدث الهضم فى معظم الحشرات فى المعى الأوسط حيث تنتج معظم الانزيمات . وتقوم هذه الأنزيمات بتحليل المواد المعقدة فى الطعام الى مركبات أكثر بساطة ، ويمكن للأخيرة أن تمتص ثم يستفيد منها الجسم . تتحلل معظم المواد النشوية الى سكريات أحادية ولكن فى معظم الحشرات لا يوجد أنزيم يحلل السليولوز الذى يوجد عادة في الطعام .

تأوى بعض الحشرات مثل النمل الأبيض والصراصير آكلة الخشب فى قناتها الهضمية كائنات حيه دقيقة تسهل هضم السليولوز . تتحلل البروتينات إلى ببتيدات عديدة والتى يمكن أن تمتص على هذه الصورة قبل اجراء عمليات هضم لاحقه عليها . وقد تمتص الدهون على حالتها دون تغير فى تركيبها ولكن غالبا ما تتحلل إلى أحماض دهنية وجليسرول . تنشط الأنزيمات لتؤدى وظيفتها تحت ظروف مثلى وداخل مدى محدود من رقم الحموضة ودرجة الحرارة .

يحدث الامتصاص فى بعض الحالات كعملية عادية ولكن فى بعض الأمثلة الحشرية يحدث انتقال نشط لنواتج الهضم من تجويف القناة الهضمية الى الهيمولمف . والحركة العادية يمكن أن تحدث طالما كان التركيز فى القناة الهضمية يعادل التركيز فى الهيمولمف ، وفى بعض الحالات توجد آليات خاصة تؤكد حدوث ذلك . يعتبر امتصاص الماء عملية هامة جدا وخصوصا فى الحشرات الأرضية ويلعب المستقيم دورا هاما فى نزع الماء من البراز .

تختلف كفاءة استفادة الحشرة من طعامها ، ولكن معظم الحشرات التى تتناول طعامها من نبات أخضر تهضم وتمتص جزء قليل نسبيا فقط من الطعام الذى تتناولة ويمر معظمة إلى الخارج فى صورة براز بدون أى تغير .

١ ــ ١ الهضم Digestion

توجد الانزيمات الهاضمة فى اللعاب وفى افرازات المعى الأوسط ، وبالاضافة الى ذلك يمكن تسهيل عملية الهضم بواسطة الكائنات الحية الدقيقة التى قد توجد فى القناة الهضمية .

١ ــ ١ ــ ١ الهضم خارج القناة الهضمية

من المعروف أن اللعاب يحتوى على إنزيمات ، ولذلك فإن الهضم غالبا ما يبدأ قبل تناول الحشرة لطعامها . وهذه حقيقة وبالأخص فى حالة الحشرات التى تتناول طعامها على صورة سائلة حيث تحقن الانزيمات فى العائل ، ففى الحشرات آكلة اللحوم من متغايرات الأجنحة Heteroptera وفى الحشرات التابعة لعائلة Asilidae تتحلل محتويات الفريسة تماما قبل أن تتناولها الحشرة المفترسة . وللآن ليس واضحا ما إذا كان ذلك يتم بفعل انزيمات الغدد اللعابية أو بفعل ارجاع انزيمات المعى الأوسط .

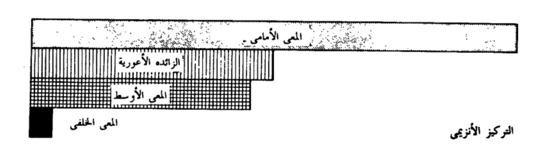
يحدث أيضا الهضم خارج القناة الهضمية فى اليرقات بفعل إنزيمات المعى الأوسط ، وتُحقن هذه الأنزيمات فى الفريسة من خلال الفكوك العليا التى تُجهز بأنبوبة ضيقة مثقوبة ، وعندما يتم هضم محتويات الفريسة خلال فترة زمنية قصيرة ، تُسحب هذه المحتويات إلى جسم الحشرة .

وتتناول يرقات الحشرات التابعة لرتبة شبكية الأجنحة وتلك التى تتبع عائلة Lampyridae طعامها بنفس الطريقة السابقة . توجد الإنزيمات الهاضمة للبروتينات ضمن المواد الإخراجية فى يرقات حشرة Blowfly وبالتالى فإن اللحم الذى تعيش اليرقة بداخله يتحلل ويصبح على هيئة سائل جزئيا قبل أن تتناوله اليرقة . ومن الأمثلة الأخرى على الهضم خارج القناة الهضمية ما يحدث فى دودة القز حيث تفرز الفراشة عند خروجها من الشرنقة انزيم البروتياز الذى يحلل مادة سيرسين الحرير (وهى مادة بروتينية) وبالتالى يسهل خروج الفراشة من الشرنقة خلال الثقب الذى أحدثته فيها .

١ ــ ١ ــ ٢ الهضم الداخلى

تحدث معظم عمليات الهضم فى المعى الأوسط والتى فيها تفرز الأنزيمات ، ونظرا لقدرة الحشرة على إرجاع عصارة المعى الأوسط فإن بعض عمليات الهضم يمكن أن تتم فى الحوصلة . فى الحشرات التابعة لرتبة مستقيمة الأجنحة يحدث هضم كمية كبيرة من الطعام فى الحوصلة وهذا يعكس انتشار الانزيمات ؛ ففى الجراد الصحراوى يحدث النشاط الهائل لانزيم ألفا جلوكوسيداز فى المعى الأمامى (شكل ١ ــ ١) بالرغم من وجود معظم النشاط فى أنسجة المعى الأوسط وفى الأنسجة الطلائية للزوائد الأعورية (إيفانز ، باين Evans & Payne عام ١٩٦٤) .

يحدث بعض النشاط لانزيم ألفاجلوكوسيداز فى الطبقة الطلائية للمعى الأمامى ولكن هذا النشاط يكون داخل الخلايا ومن المحتمل الا يفرز هذا الانزيم فى تجويف المعى الأمامى بل يظل محصورا داخل الخلايا . يحدث قليل من الهضم فى المعى الخلفى ، ماعدا هضم السليولوز فى قليل من الحشرات والتى فيها توجد كائنات حية دقيقة تقوم بعملية هضم السليولوز وليس لأنزيمات الحشرة دور فى هذا الهضم .



(شكل ١ ــ ١) : التركيزات النسبية لأنزيم ألفا ــ جلوكوسيداز بالأجزاء المختلفة من القناة الهضمية للجراد الصحراوى التابع لجنس Schistocera (عن : إيفانز ، باين Evans & Payne عام ١٩٦٤) .

تتكيف الانزيمات الموجودة فى المعى الأوسط مع الطعام الذى تتناوله الحشرة (جدول ١) .

فإذا تناولت حشرة مثل يرقات Blowfly طعاما يحتوى أساسا على البروتين فإن مجموعة انزيمات البروتياز الهاضمة للبروتينات تعتبر هامه ، بينما فى الحشرة الكاملة من رتبه حرشفية الأجنحة التى تتناول الرحيق كطعام فإن مجموعة أنزيمات البروتياز تكون غائبة . وفى المن الذى يتغذى على عصارة لحاء النباتات (التى لا تحتوى على بروتينات ولا على سكريات عديدة) لا يوجد فى المعى الأوسط للحشرة انزيمى البروتيناز والأميلاز ولكن يوجد انزيم الانفرتاز (أوكلار Auclair عام ١٩٦٣) .

قد تنتج الكائنات الحية الدقيقة أنزيمات يمكن أن تستفيد منها الحشرة بطريقة مباشرة أو غير مباشرة ، ويحدث ذلك فى هضم السليولوز والشمع . ففى النحل المعقم من البكتريا يلاحظ أن الحشرة تفرز انزيمات الانفرتاز

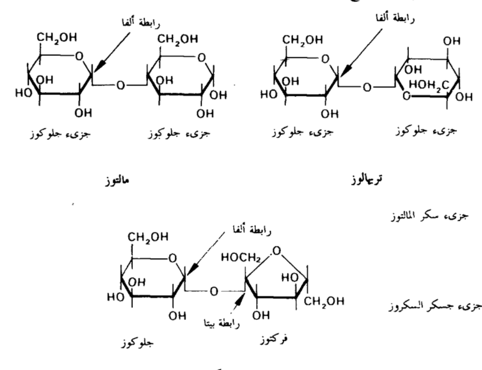
جدول (١) : انزيمات المعى الأوسط التى تفرزها الحشرات التى تأكل أطعمه مختلفة (العلاقة + توضح وجود الانزيم) (ويجلسورث Wigglesworth عام ١٩٦٥) .

الحشرة أو الرتبه	الطور	نوع الطعام	الأنزيم				
			بروتياز	ليباز	أميلاز	إنفرتاز	مالتاز
الصرصور		طعام مختلط	+	+	+	+	+
Carausius		أجزاء نبات	+	+	+	+	+
حرشفية الأجنحة	اليرقة	أجزاء نبات	+	+	+	+	+
	الحشرة الكاملة	رحيق	—	—	—	+	—
	الحشرة الكاملة	لا تأكل	—	—	—	—	—
Lucilia	اليرقة	لحم	+	+	—	—	—
Calliphora	الحشرة الكاملة	سكريات	ضعيف	—	+	+	+
Glossina		دم	+	?	ضعيف	—	—

والبروتياز والليباز فقط أما باقى الأنزيمات الهاضمة للمواد النشوية والموجودة فى القناة الهضمية للنحل العادى فإنها تُنتج بواسطة البكتريا .

المواد النشوية (الكربوايدراتية) : تُمتص المواد النشوية عموما على صورة سكريات أحادية ، وبالتالى فإنه قبل عملية الامتصاص يجب تحليل السكريات الثنائية والسكريات العديدة إلى سكريات أحادية ، وهذا تفاعل معقد يحدث جزئيا فى جدار القناة الهضمية بفعل انزيمات مختلفة . ومن الضرورى وجود انزيمات مختلفة عادة لحدوث تحلل لسلاسل السكريات المختلفة . فمثلا المركبات التى تتكون من جلوكوز أو جلاكتوز أو تحتوى على روابط مختلفة الفا أو بيتا بين جزئيات السكر ، يلزم لها إنزيمات مختلفة .

السكريات الثنائية : السكريات الثنائية المعروفة هى المالتوز والتريهالوز والسكروز حيث تحتوى جميعها على جزيئات جلوكوز التى ترتبط مع الجزىء الثانى بواسطة رابطة ألفا .



تتحلل كل هذه السكريات بواسطة أنزيم الفا – جلوكوسيداز .وهو الأنزيم الذى يهاجم الرابطة ألفا فى حزىء الجلوكوز ، رهو انزيم الانفرتاز العادى الذى يوجد فى الحشرات ، بالرغم من وجود انزيم بيتا فركتوسيداز أيضا فى الذباب من جنس ***Calliphora*** .

توجد مركبات بيتا جلوكُوسيدات طبيعيا (ساليسين ، أربوتين ، سيللوبيوز) وهى عادة من أصل نباتى ، وبالتالى فإن النشاط العالى لإنزيم بيتا – جلوكوسيداز يوجد فى الحشرات التى تتغذى على نباتاتٍ غَضة .

جزىء جلوكوز جزىء جلوكوز

جزىء سكر السيللوبيوز

ومجموعة انزيمات الجلوكوسيداز هى عبارة عن الانزيمات المعروفة التى تحلل الجلوكوسيدات ، ولكن انزيم ألفا جلاكتوسيداز الذى يحلل مركبات مثل سكر ميليبيوز أمكن استخلاصه من الحشرات التابعة لرتبة ثنائية الأجنحة ومن الجراد الصحراوى وإنزيم جلاكتوسيداز الذى يحلل سكر اللاكتوز أمكن استخلاصه من الجراد الصحراوى .

جزىء سكر الجلوكوز جزىء سكر الجلاكتوز

جزىء سكر الميليبيوز

جزىء سكر الجلوكوز جزىء سكر الجلاكتوز

جزىء سكر اللاكتوز

بالاضافة إلى ما سبق توجد انزيمات أخرى أكثر تخصصا ولكنها تحلل مادة واحدة من مواد التفاعل . ففى الجراد الصحراوى ، بالاضافة الى وجود أنزيم ألفا جلوكسيداز العام الذى يحلل سكر التريهالوز مع باق مجموعة ألفا جلوكوسيدات ، من المحتمل وجود أنزيم ألفا جلوكوسيداز خاص الذى يحلل التريهالوز فقط (إيفانز ، باين Evans & Payne عام ١٩٦٤) .

فى تحليل المواد النشوية يعتبر الماء المستقبل النموذجى لجزيئات السكر :

سكروز جلوكوز فركتوز

رابطة ١:٤

جلوكوز + سكروز ← جلوكو سكروز

رابطة ١:٣

ميليزيتوز

ولكن سكريات أخرى يمكن أن تعمل جيدا وبالتساوى كمستقبلات لتكوين السكريات ذات الجزيئات القليلة ، وبالتالى فإنه عند تحليل السكروز تعمل جزيئات أخرى من السكروز كمستقبلات لتكوين السكريات الثلاثية المسماه جلوكوسكروز وميليزيتوز .

وهذه السكريات الثلاثية يمكن أن تستقبل جزىء جلوكوز آخر لتكون سكريات رباعية وتسمى هذه العملية عملية انتقال الجلوكوسيدات . وتحدث نفس هذه العملية عند تحليل سكر المالتوز ، حيث يعاد تكوين المالتوز بواسطة الجلوكوز الناتج من التحلل كمستقبل (باين ، إيفانز Payne & Evans عام ١٩٦٤) .

لا تحدث عملية انتقال الجلوكوسيدات مع التريهالوز لأنه من المحتمل أن يكون للانزيم المناسب درجة عالية من التخصص للماء كمستقبل مثل ماله من درجة عالية من التخصص لمادة التفاعل . ففى بعض أنواع المن يوجد إنزيمات من ألفا ــ جلوكوسيداز ولكل منهما تخصص إستقبالى مختلف عن الآخر عند مهاجمته لجزىء السكروز ، فالإنزيم الأول يؤثر بإضافة جزىء جلوكوز إلى ذرة الكربون الرابعة (C - 4) لجزىء الجلوكوز الموجود فى السكروز لتكوين الجلوكوسكروز ، بينما الأنزيم الآخر يؤثر بإضافة جزىء جلوكوز إلى ذرة الكربون الثالثة (C-3) لجزىء الفركتوز الموجود فى السكروز لتكوين سكر الميليزيتوز الذى يشيع وجوده فى الندوة العسلية التى تعتبر السائل المائى الذى يتم إخراجه بحالة مستمرة أثناء تناول المن طعامه (أو كلار Auclair عام ١٩٦٣) .

السكريات العديدة : يتحلل النشا النباتى إلى سكر المالتوز بينما يتحلل النشا الحيوانى (الجليكوجين) إلى جلوكوز ، ويتم ذلك بفعل انزيم الأميلاز الذى يحفز تحليل الروابط الجلوكوسيدية ٤:١ فى السكريات العديدة . ويوجد نوعان من الاميلاز يعملان فى إتجاهين مختلفين ؛ الأميلاز الخارجى الذى ينزع جزيئات سكر المالتوز من نهايات جزىء النشا النباتى ويؤدى ذلك إلى زيادة سريعة فى تركيز المالتوز ، والأميلاز الداخلى الذى يهاجم الروابط داخل جزىء النشا النباتى ويؤدى ذلك إلى زيادة بطيئة فى تركيز المالتوز ، ويتم هضم النواتج ثانيا بالطريقة العادية بواسطة مجموعة إنزيمات ألفا جلوكوسيداز .

بالرغم من أن كثير من الحشرات تقتات النباتات والخشب ، توجد قله منها تحتوى على انزيم السليولاز الذى يحلل السليولوز . وعند عدم وجود انزيم السليولاز الذى يحلل السليولوز يجب على الحشرات أن تتغذى إما على محتويات الخلايا بدون هضم الجدر الخلوية أو أن هذه الحشرات تعتمد على الكائنات الحية الدقيقة التى تهضم لها السليولوز . فبالنسبة ليرقات الخنافس ثاقبات الخشب توجد عدة طرق لهضم السكريات العديدة : فالحشرات التابعة لعائلة Lyctidae لا يوجد انزيم سليولاز بقناتها الهضمية ولذلك فهى تتغذى على المحتوى الخلوى فقط . أما الحشرات التابعة لعائلة Scolytidae فإنه لا يوجد انزيم سليولاز ، فى قناتها الهضمية بل يوجد إنزيم هيميسليولاز الذى يهاجم مركبات الهيميسليولوزات ومخاليط البنتوزات وهكسوزانات والسكريات العديدة . أما الحشرات التابعة لعائلتى Cerambycidae ، Anobiidae فيوجد بالقناة الهضمية انزيم السليولاز وبالتالى يمكن لهذه الحشرات الاستفادة من جدر الخلايا بمثل درجة استفادتها من المحتويات الخلوية .

تم التعرف أيضا على أنزيم السليولاز فى حشرة *Ctenolepisma* (تابعة لرتبة ذات الذنب الشعرى) وفى الجراد الصحراوى (إيفانز ، باين Evans & Payne عام ١٩٦٤) . ويكون نشاط إنزيم السليولاز ضعيفا فى الجراد الصحراوى وبالتالى يصبح هذا الأنزيم قليل الأهمية نظرا لسرعة مرور الطعام خلال أجزاء القناة الهضمية . أما إذا جاعت الحشرة يمكن للطعام أن يبقى فى القناة الهضمية لفترة أطول وبالتالى يصبح لأنزيم السليولاز بعض التأثير على الطعام . يعمل انزيم السليولاز على تحليل السليولوز إلى وحدات من سكر سيللوبيوز التى تتحلل بعد ذلك بفعل إنزيم بيتا جلوكوسيداز .

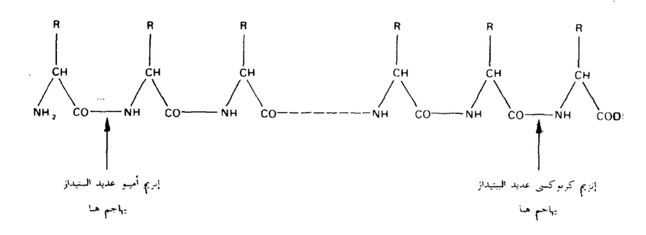
لا يوجد إنزيم السليولاز فى القناة الهضمية لليرقات التابعة لفوق عائلة Scarabaeoidea والتى تأكل الخشب المُعطّن ولكن هذاالخشب يبقى فى كيس فى المعى الخلفى وتحتفظ به الحشرة بواسطة الاشواك المتفرعة التى تخرج من الانتيما . فى هذا الكيس تعيش أيضا البكتريا التى تناولتها الحشرة مع الخشب وتستمر هذه البكتريا فى تخمر الخشب وتحليله والاستفادة منه ، وعندما تموت البكتريا فإنها تُهضم بفعل انزيمات الحشرة التى تمر للخلف من المعى الأوسط إلى المعى الخلفى . بعد هضم البكتريا الميتة تُمتص نواتج الهضم خلال جدار الكيس حيث تكون طبقة الانتيما الموجودة بين الأشواك رقيقة جدا .

فى حشرات أخرى تأكل الخشب توجد كائنات حية دائمة فى القناة الهضمية وترتبط بهضم السليولوز ، وبالتالى فإنه فى يرقات الخنافس *Rhagium* توجد البكتيريا التى تحلل السليولوز ، بينما فى الصرصور *Cryptocercus* توجد سوطيات (حيوانات أولية) مختلفة تقوم بهضم السليولوز . وينطبق ذلك على يرقات وجنود وشغالات معظم حشرات النمل الأبيض آكلة الخشب ، ولكن ذلك لا ينطبق على الحشرات التابعة لعائلة Termitidae . توجد السوطيات بأعداد ضخمة فى انتفاخ المعى الخلفى ، ففى شغالات *Zootermopsis* (من رتبة متساوية الأجنحة) تشكل السوطيات ثلث الوزن الرطب للحشرة . وتبتلع السوطيات اجزاء الخشب الصغيرة والتى تتحلل بداخلها إلى جلوكوز ، وفى حشرة *Cryptocercus* يخرج الجلوكوز من هذه الحيوانات الأولية إلى تجويف القناة الهضمية ، وبواسطة انقباضات المعى الخلفى يُدفع الجلوكوز منه للأمام إلى المعى الأوسط حيث يُمتص . وفى حشرة *Zootermopsis* يحتجز الجلوكوز فى السوطيات وتستمر عملية التخمر اللاهوائى مع أقصى انطلاق لثانى أكسيد الكربون والأيدروجين والأحماض العضوية وخاصة حمض الخليك ، وهذه الأحماض تستعمل بعد ذلك كمصدر للكربون فى الحشرة (جراسى *Grassé* عام ١٩٤٩) ونتيجة لنشاط السوطيات يمكن تمثيل حوالى ثلثى الطعام الذى تتناوله الحشرة .

حيث أن السوطيات تعيش فى المعى الخلفى ، فإنها تُفقد عند كل إنسلاخ عند تبديل الانتيما (الجليد) القديمة بأخرى حديثه ، ثم بتتابع تناول الطعام يتم تجديد مستعمرة الحيوانات الأولية فى المعى الخلفى . يهلك كثير من السوطيات أثناء مرورها عبر الفكوك العليا ومقدم المعدة فى الحشرة وتُهضم فى المعى الأوسط ، ولكن الباق منها والذى نجا من الهلاك يمر إلى المعى الخلفى حيث يبقى فيه . وعملية المرور عبر القناة الهضمية للحشرة تستغرق حوالى ساعتين . لا تعتبر حشرة *Cryptocercus* من الحشرات الاجتماعية وبالتالى لا يمكن حدوث عملية تجديد مستعمرة الحيوانات الأولية عن طريق الأكل الاجتماعى ولكن هنا يلاحظ أن جزء من السوطيات تتحرك الى أن تصل إلى الفراغ الذى يحدث بين الطبقة الطلائية فى المعى الخلفى وبين الانتيما وذلك قبل حدوث عملية الانسلاخ والتخلص من الانتيما ، وعند الانسلاخ فإن هذه السوطيات (التى اما أن تظل بحالة نشطة أو تكون متحوصله) لا تُفقد بل أنها تشكل نواة مجموعة السوطيات فى العمر الحشرى التالى .

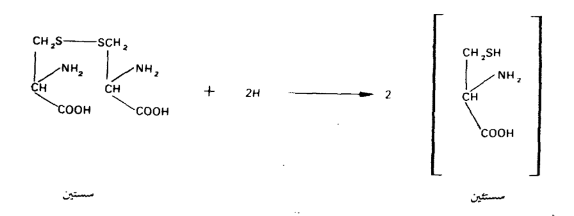
تعتبر السوطيات الموجودة فى الحشرات متخصصة وعموما فهى تتكون من ست رتب من السوطيات وعدة عائلات من رتبة Trichomonadina وكلها تشكل مكونات القناة الهضمية من الحيوانات الأولية فى الحشرات ، ففى حشرة *Cryptocercus* يوجد بقناتها الهضمية ١٣ جنس ، ٢٥ نوع من السوطيات .

البروتينات : تحتوى الحشرات على مجموعة من الانزيمات التى تحلل البروتينات . فيوجد البروتيناز الذى يشبه التربسين حيث يُنتَج فى المعى الأوسط ويحلل البروتين إلى ببتونات وببتيدات عديدة ، وهذه المركبات الأخيرة يعمل عليها مجموعة إنزيمات الببتيداز التى يوجد بعضها فى تجويف القناة الهضمية ، أما معظمها فتوجد فى الخلايا الطلائية وهذا يدل على أن معظم الببتيدات تُمتص قبل إجراء أى عمليات هضم لاحقه عليها . توجد أنواع مختلفة من مجموعة انزيمات الببتيداز : إنزيم كربوكسى عديد الببتيدية الذى يهاجم السلسلة الببتيدية من نهاية مجموعة الكربوكسيل (COOH -) شريطة وجود انزيم التربسين أو الأحماض الأمينية الخاصة الأخرى فى السلسلة ؛ وانزيم أمينو عديد الببتيداز الذى يهاجم السلسة من نهاية مجموعة الأمين ($-NH_2$) ؛ إنزيم ثنائى الببتيداز الذى يحلل كل الببتيدات الثنائية .

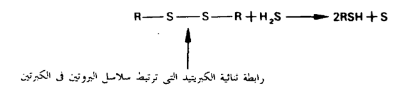


بعض الحشرات لها القدرة على هضم البروتينات الحيوانية الجامدة مثل الكيراتين والكولاجين . والكيراتين هو البروتين الذى يوجد فى الصوف والشعر والريش ويتكون من سلاسل ببتيدية عديدة تحتوى على أحماض أمينية بها كبريت وترتبط مع بعضها بواسطة روابط ثنائية الكبريتيد تجعل البروتين كله مستقر ومتوازن . ويمكن للقمل القارض المتطفل على الطيور ويرقات بعض الحشرات التابعة لعائلتى Dermestidae ، Tineidae هضم الكيراتين ؛ بينما يمكن للحشرات التابعة لجنس *Tinea* (من رتبه حرشفية الأجنحة) أن تستفيد من حوالى ٤٧٪ من الصوف الذى تناولته كطعام لها .

وقد وجد أن حشرة *Tineola* على الأقل تحتوى على انزيم الكيراتيناز ولها القدرة على هضم الكيراتين تحت الظروف اللاهوائية ، وينتج عن هذا الهضم تحرير للسستين Cystine الذى من المحتمل أن يختزل إلى سستئين Cysteine بفعل الأنزيم المختزل للسستين Cystine Reductase :



بعد ذلك يتحلل السستئين بفعل انزيم سستئين ديسلفيدراز ليكون كبريتيد الأيدروجين . ويلاحظ أن كل من السستئين وكبريتيد الأيدروجين يعتبرا مواد مختزلة سوف تشجع على كسر الروابط ثنائية الكبريتيد فى الكيراتين وبالتالى تسهل نشاط الانزيم :



تُنتج يرقات *Hypoderma* (من رتبة ثنائية الأجنحة) وبعض أنواع حشرة **Blowfly** إنزيم الكولاجيناز الذى ينشط على كولاجين الأنسجة الحيوانية ، فتضع حشرة نغف جلد البقر *Hypoderma* البيض على شعر العائل ، وبعد الفقس تثقب جلد العائل وتدخل بين أنسجته .

الدهون : تُنتج كثير من الحشرات مجموعة انزيمات الليباز التى تحلل الدهون إلى أحماض دهنية وجليسرول ، وهذا التحلل لا يكتمل لأن الأحماض الدهنية تصبح مرتبطة بالدهن المتحلل جزئيا وتزيح الأحماض الدهنية الأنزيم وتعزله من السطح الذى يقع بين الماء والزيت . ويعتبر هذا السطح هو مكان عمل ونشاط انزيم الليباز وبالتالى فإن أى تحلل لاحق لا يتم .

يعتبر هضم دودة الشمع لشمع النحل حالة خاصة فى هضم الدهون حيث أن قرص العسل يشكل الجزء الأكبر من طعام هذه اليرقات برغم أنها تقدر على الحياة بدونه ، ويتكون شمع النحل الذى يصنع منه قرص العسل من خليط من الإسترات والأحماض الدهنية ومركبات عضوية تحتوى على الايدروجين والكربون (مركبات الهيدروكربون) . ويمكن ليرقة دودة الشمع أن تستفيد من حوالى ٥٠٪ من الشمع الذى تأكله ، وبالذات الأحماض الدهنية وبعض المواد غير القابلة للتصبن وبعض مركبات الهيدروكربون . وللآن لا يعرف ما تلعبه البكتريا من دور فى هضم الشمع . ففى تجربة عُقمت فيها اليرقات من البكتريا ووجد أن هذه اليرقات يمكنها هضم بعض المركبات الدهنية حيث تهضم حمض ستياريك وكحول هسادسيل وستيارات اكتادسيل ولكنها لا يمكنها هضم إسترات كحول ميريسيل الذى يكوّن الجزء الأكبر من الشمع .

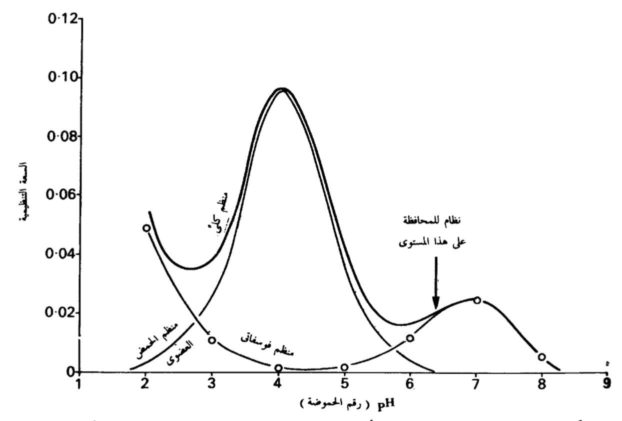
من المعروف أن الحشرة تُنتج انزيم الليباز ومن الممكن أيضا انتاج إنزيمى الليسيثيناز وكولين استراز ولو أن هناك أراء تعضد اتمام معظم عمليات هضم الاسترات والأحماض الدهنية نتيجة النشاط البكتيرى (جلمور **Gilmour** عام ١٩٦١) .

١ ــ ١ ــ ٣ النشاط الأنزيمى

تصل الأنزيمات إلى أقصى نشاطها تحت بعض الظروف والتى من أهمها رقم حموضة الوسط الذى تعمل فيه ودرجة الحرارة .

رقم الحموضة pH : يتأثر رقم حموضة المعى الأمامى بدرجة كبيرة بالطعام حيث يختلف هذا الرقم باختلاف مكونات الغذاء ، ولا يوجد مواد منظمة لاختلاف أرقام الحموضة فى هذا الجزء من القناة الهضمية ، فقد وجد فى الصراصير أنه عند تناولها طعام بروتينى يكون رقم الحموضة فى المعى الأمامى ٦٫٣ أما إذا تناولت سكر فيكون رقم الحموضة ٥٫٨ وعندما تتناول جلوكوز يتراوح هذا الرقم ما بين ٥٫٤ ، ٤٫٨ . والحموضة العالية فى حالة تناول سكريات ترجع إلى الكائنات الحية الدقيقة التى تنتج أحماض عضوية .

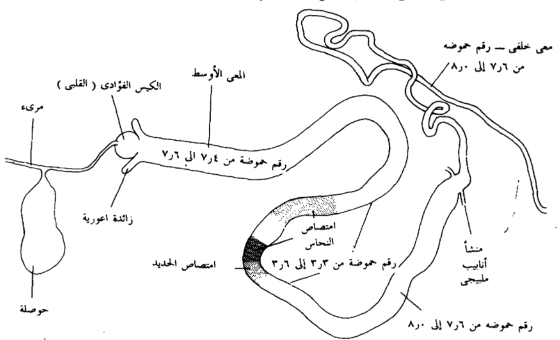
يُنظِّم رقم الحموضة عادة فى المعى الأوسط بحيث يكون ثابتا نسبيا مهما اختلفت مكونات الطعام . ففى النحل يوجد طريقتان لتنظيم رقم الحموضة ، الأولى عن طريق مجموعة معقدة من الأحماض العضوية وأملاحها ويبلغ أقصى تأثير لها عند رقم حموضة ٢ر٤ . أما الطريقة الثانية فهى سلسلة من الفوسفات أحادية الأيدروجين والفوسفات ثنائية الايدروجين وتبلغ أقصى تأثير عند رقم حموضة ٨ر٦ (شكل ١ — ٢) . وتحافظ هاتان الطريقتان على ثبات رقم الحموضة عند حوالى ٣ر٦ . فى صرصور الغيط والنطاطات ويرقات حرشفية الأجنحة يكون للفوسفات تأثير بسيط كمنظم لرقم الحموضة وهنا قد يرجع التنظيم إلى الأحماض الضعيفة بما فيها الأحماض الأمينية واملاحها وإلى البروتينات أيضا . وفى البعوض لا يوجد تنظيم واضح لرقم الحموضة فى المعى الأوسط حيث يرتفع رقم الحموضة فى المعى الأوسط بعد تناول وجبة الدم الى ٣ر٧ وهو الرقم العادى للدم الذى تناولته .



شكل (١ — ٢) : السعة التنظيمية لمحتويات المعى الأوسط فى نحلة العسل من جنس *Apis* رقم الحموضة المقاس فى المعى الأوسط يمكن توقعه لإيجاد علاقة بسيطة للسعة التنظيمية .

يتراوح رقم الحموضة فى المعى الأوسط ما بين ٠ر٦ ، ٠ر٨ (داى ، ووترهاوس **Day & Waterhouse** عام ١٩٥٣ ، هوس **House** عام ١٩٦٥ — أ) ولكن فى يرقات حرشفية الأجنحة يتراوح هذا الرقم عادة ما بين ٠ر٨ ، ٠ر١٠ . ويلاحظ أن رقم الحموضة القلوى يكون غالبا فى الحشرات آكلة النباتات الغضة عن الحشرات آكلة اللحوم ولكن يُوجد كثير من الاستثناءات . ففى الصرصور الأمريكى وفى حشرة ***Cydia*** التابعة لحرشفية الأجنحة يتساوى رقم الحموضة فى المعى الأوسط لكلتاهما ولكن توجد اختلافات فى رقم الحموضة بين الأجزاء

المختلفة للمعي الأوسط وتبين هذه الاختلافات تباين نشاطات الأجزاء المختلفة المكونة لهذا المعى . ويؤكد ذلك ما وجد فى يرقات ذبابة ***Lucilia*** حيث تكون النهايتين الأماميه والخلفية للمعى الأوسط قلوية ضعيفة ، بينما يكون الجزء الأوسط لهذا المعى حمضى قوى (شكل ١ ــ ٣) .



شكل (١ ــ ٣) : رسم تخطيطى للقناة الهضمية فى يرقه ذبابة من جنس *Lucilia* ومناطق امتصاص الحديد والنحاس .

يكون المعى الخلفى عادة حمضى أقوى بقليل من المعى الأوسط ، وهذا يرجع جزئيا إلى إفرازات أنابيب ملبيجى .

درجة الحرارة : يزداد النشاط الانزيمى بارتفاع درجة الحرارة ؛ ففى الجراد الصحراوى يرتفع معدل نشاط أنزيمى ألفا جلوكوسيداز ٢٥ر٢ مرة عند ارتفاع درجة الحرارة ١٠ درجات مئوية ويصل أقصى نشاط عند تعرضه لدرجة حرارة ٤٥ ــ ٥٠°م ولكن لفترات تعريض قصيرة بسبب فقدان الانزيم لصفاته على درجات الحرارة العالية ، أما عند تعريض الانزيم لفترات طويلة على درجات حرارة أعلى من ٤٠° م فإن الانزيم يصبح غير نشط . ولذلك فإن النشاط المثالى للانزيم يلزمة أن يؤخذ فى الاعتبار العلاقة بين النشاط العالى للانزيم وفقدان الانزيم لنشاطه بسرعة عند درجات الحرارة العالية .

وفى يرقة حشرة ***Tenebrio*** (من غمدية الأجنحة) تحدث تغيرات فى نشاط إنزيم البروتياز لتعوض التغيرات فى درجات الحرارة ، فإذا نقلت اليرقة من درجة حرارة ٢٣° م إلى ١٣° م فإن نشاط الانزيم ينخفض بشدة أولا ثم يزداد بعد ذلك حتى أنه بعد عشرة أيام يصبح نشاط أنزيم البروتياز ضعف نشاطه فى بداية التجربة ، وعند اعادة الحشرة الى درجة حرارة ٢٣° م فإن نشاط أنزيم البروتياز يعود إلى مستواه الأصلى . وقد وجد أن نشاط إنزيم الأميلاز لا ينطبق على حالة إنزيم البروتياز حيث لا توجد تغيرات تعويضية لإنزيم الأميلاز .

١ ـ ١ ـ ٤ التحكم فى افراز الإنزيم

فى الحشرات التى تعيش على تناول الطعام بإستمرار وبحالة ثابته يكون إنتاج الانزيمات فيها بحالة مستمرة ، بينما فى الحشرات الأخرى يكون هذا الانتاج خلال فترات متقطعة . ويضعف النشاط الانزيمى فى الحشرة عند تجويعها ، ولكن فى الصرصور الألمانى يظل بعض النشاط الانزيمى مستمرا لعدة أيام من بداية الجوع . وعندما تتناول هذه الحشرة طعامها مرة أخرى فإن النشاط ينخفض مؤقتا ويتلو ذلك ارتفاع تدريجى يدوم لعدة ساعات يحدث خلالها تنبيه لجميع الانزيمات بغض النظر عن طبيعة الطعام .

يختلف النشاط الإنزيمى باختلاف درجة نمو الحشرة وبفصول السنة ، فمثلا فى يرقة دودة القز يتضاعف نشاط إنزيم الأميلاز فى الستة أيام الأولى من العمر اليرقى . وفى شغالات نحل العسل يظهر نشاط قليل نسبيا لإنزيم الانفرتاز فى الربيع المبكر وفى الخريف .

تبدو التغذية العصبية للقناة الهضمية كأعصاب محركة فى معظمها وتتحكم فى العضلات وبالتالى فإنه لا يوجد أساس تشريحى للتحكم العصبى فى افراز الانزيمات . وقد ينتج افراز الانزيمات من التنبيه المباشر للخلايا المفرزة للانزيمات بواسطة الطعام أو بواسطة التحكم الهرمونى . ففى ذبابة ***Calliphora*** لوحظ أن تناول غذاء بروتينى ينبه الخلايا العصبية المفرزة للهرمونات الوسطية فى المخ لإنتاج هرمون يعمل على الخلايا الطلائية فى المعى الأوسط وينتج عن ذلك تحرير وانطلاق لانزيم البروتياز (تومسون ، مولر Thomsen & Moller عام ١٩٦٣) .

لا يعرف على وجه الدقة مصير انزيمات القناة الهضمية ولكن توجد حالات نادرة تتواجد فيها هذه الانزيمات فى المعى الخلفى .

١ ـ ٢ الإمتصاص Absorption

تُمتص نواتج الهضم فى المعى الأوسط وقد تحدث فى نطاق ضيق فى المعى الخلفى حيث يعاد امتصاص بعض المركبات من البول ، ولكن للآن لا توجد أى أدلة تشير إلى وجود أى امتصاص فى المعى الأمامى .

والخلايا التى تقوم بعملية الامتصاص هى نفسها التى تقوم بإنتاج الانزيمات باشكالها المختلفة من حيث دورة نشاطها . وينطبق ذلك على بعض الحالات على الأقل . ومن المعروف أن امتصاص جميع المواد يتم على صورة سائلة حيث لا تحدث عملية البلعمة (امتصاص حبيبات الغذاء الجافة) .

يكون الامتصاص إما عملية عادية أو عملية نشطة ، ويعتمد الامتصاص العادى أساسا على التركيزات النسبية للمادة فى القناة الهضمية وخارجها ، حيث يحدث الانتشار من التركيز الأعلى إلى التركيز الأقل . بالاضافة إلى ذلك فإنه فى حالة المحاليل الالكترونية يُلاحظ أن الميل إلى المحافظة على التوازن الكهربائى داخل وخارج القناة الهضمية يتفاعل مع الميل إلى انتشار المادة المركزة . تتضمن الحركة العادية للماء حدوث حركة من السائل ذو الضغط الأسموزى المنخفض إلى السائل ذو الضغط الأسموزى العالى . ويعتمد الامتصاص النشط على بعض العمليات الأيضية اللازمة لحركة المادة ضد تركيزها (أى من الأقل تركيزاً إلى الأعلى تركيزا وهذا عكس الامتصاص العادى) أو ضد الجهد الكهربائى للمادة .

١ ــ ٢ ــ ١ المواد النشوية (الكربوايدراتية)

تُمتص المواد النشوية أساسا على هيئة سكريات أحادية . ويحدث امتصاص هذه المواد فى الصرصور الأمريكى وفى الجراد الصحراوى فى المعى الأوسط وخاصة فى الزوائد الأعورية التابعة لهذا المعى . وتعتمد عملية امتصاص السكريات الناتجة من تحلل المواد النشوية الأكثر تعقيدا على الانتشار من التركيز العالى فى القناة الهضمية إلى التركيز المنخفض فى الهيمولف . وتُسَهَّل هذه العملية بواسطة التحول المباشر للجلوكوز إلى سكر تريهالوز فى الجسم الدهنى الذى يحيط بالقناة الهضمية وبالتالى لا يرتفع تركيز الجلوكوز فى الدم أبدا . وإذا كان تركيز الجلوكوز فى القناة الهضمية عاليا جدا فإن الانتشار يحدث بسرعة كبيرة فى البداية حيث لا تتمكن آلية تحويله الى تريهالوز من مسايرة سرعة الانتشار وتكون النتيجة تراكم الجلوكوز فى الهيمولف ، وتظهر الصورة النهائية لهذه العملية على هيئة انخفاض معدل الانتشار عبر جدار القناة الهضمية وبالتالى ينخفض معدل الامتصاص . ومن الناحية العملية لا يظهر التركيز العالى جدا فى المعى الأوسط بل يتم تنظيم ذلك بواسطة معدل تفريغ الحوصلة وتسرب المادة النشوية للمعى الأوسط حيث يكون معدل التفريغ منخفضا عندما يكون تركيز السكر مرتفعاً .

يزيد تحويل الجلوكوز إلى سكر التريهالوز الثنائى من الوزن الجزيئى ثى ، وبالتالى تنخفض امكانية الإنتشار العكسي للسكر إلى القناة الهضمية . وهناك عامل آخر يؤيد الانتشار الداخلى وهو امتصاص الماء الذى ينتج عن زيادة تركيز السكريات فى القناة الهضمية وبالتالى يصبح انتشار المادة عظيما .

يتم امتصاص سكري المانوز والفركتوز بنفس طريقة امتصاص الجلوكوز ولكن بدرجة أقل وذلك لأن تحويلهما إلى تريهالوز يكون أقل سرعة وبالتالى فإن تركيزهما عبر جدار القناة الهضمية يكون أقل أهمية .

فى يرقات الأيدس *Aedes* (من رتبة ثنائية الأجنحة) يظهر الجليكوجين (النشا الحيوانى) فى خلايا الجزء الخلفى من المعى الأوسط بعد تناول الحشرة للجلوكوز . ومن الممكن القول ان سرعة التحويل الى جليكوجين قد تحافظ على تركيز الجلوكوز من تجويف القناة الهضمية لداخل الحشرة ، ولكن فى حشرة *Phormia* (من رتبة ثنائية الأجنحة) ويرقات أخرى من نفس الرتبة يكون تركيز الجلوكوز فى الهيمولف فى الحالة العادية عاليا وبالتالى فإن امتصاص الجلوكوز يجب أن يتبعه عملية أخرى ومن المحتمل أن تكون عملية امتصاص نشط .

١ ــ ٢ ــ ٢ البروتينات

من المسلم به عموما أن البروتينات تمتص بعد تحليلها الى أحماض أمينية . يحدث الامتصاص أساسا من المعى الأوسط ، وتعتبر الزوائد الأعورية على وجه الخصوص هامة فى امتصاص الجليسين والسيرين فى الجراد الصحراوى ، ولكن الأحماض الأمينية التى تمر للخارج فى البول من أنابيب ملبيجى يعاد امتصاصها أيضا فى المستقيم . وفى بعض الأحيان تمتص البروتينات بدون أى تغير ثم تجرى عليها عمليات الهضم داخل الخلايا ، فمثلا من المعروف أن خلايا المعى الأوسط لحشرتى الرودنيس وقمل الانسان تمتص الهيموجلوبين بدون حدوث أى تغير فيه .

تعتمد طريقة امتصاص الأحماض الأمينية على تركيزاتها النسبية فى الطعام وفى الهيمولف ، فبعضها يوجد بتركيزات أعلى فى الطعام عنها فى الهيمولف وهنا تحدث عملية الامتصاص بواسطة الانتشار العادى ، وبعض هذه الأحماض مثل الجليسين والسيرين فى الجراد الصحراوى تكون أعلى فى الهيمولف ، ولكن امتصاص الماء من القناة

الهضمية يعكس التركيزات وبالتالى فإن الانتشار مرة أخرى يهيىء عملية إمتصاصهما . وهناك اعتقاد بان الانتشار قد يحافظ على سرعة أيض الأحماض الأمينية الممتصة . وقد بنى هذا الإعتقاد من حدوث تراكم للجليكوجين فى خلايا الزوائد الأعورية ليرقات بعوضة الأيدس بعد أن تأكل اليرقات الكازين أو الألانين أو حمض الجلوتاميك . ومن المحتمل أن يعتمد امتصاص الأحماض الأمينية الأخرى على آلية نشطة نوعية مفضلا ذلك على عملية الانتشار وحدها . وعموما فهذا يختلف من حشرة إلى أخرى معتمدا على تركيب المادة الغذائية والهيمولمف .

١ ـ ٢ ـ ٣ الدهـون

ما يعرف للآن عن عملية امتصاص الدهون يعتبر قليلا ولكن من الممكن أن الدهون تمتص أحيانا دون حدوث أى تغير فيها .

وتمتص نواتج الشمع المهضوم على صورة مفسفرة ثم تحدث عملية اذالة الفسفرة فى الخلايا الطلائية . ويرى جلمور (Gilmour) عام ١٩٦١ أنه تحدث عملية استرة للكولسترول فى البداية حتى يمتص .

يحدث أيضا امتصاص الدهون أساسا فى المعى الأوسط ، فمثلا تحدث هذه العملية فى الزوائد الأعورية للصرصور الأمريكى ، وفى الجزء الأمامى للمعى الأوسط فى يرقة بعوضة الأيدس وفى الجزء الأمامى والجزء الخلفى للمعى الأوسط فى يرقة حشرة *Blowfly* . هذا وتوجد بعض الأدلة التى تشير إلى امتصاص الدهون من المعى الخلفى للحشرات الكاملة التابعة لرتبة غشائية الأجنحة .

١ ـ ٢ ـ ٤ الماء

يُمتص الماء من أجزاء مختلفة من المعى الأوسط ، فمثلا فى يرقة بعوضة الأيدس والجراد الصحراوى يمتص الماء فى الزوائد الأعورية بينما يمتص فى الجزء الأمامى من المعى الأوسط فى حشرة *Glossina* ، بينما يمتص فى المنطقة الوسطى من المعى الأوسط فى يرقة ذبابة *Lucilia* . بالاضافة إلى ذلك تقوم كثير من الحشرات بإعادة امتصاص الماء من البول من خلال حلمات المستقيم . ولكن حينما يكون للحشرة احتياج بسيط للماء المحفوظ داخل جسمها (كما فى الحشرات التى تعيش فى ماء حار والتى تتبع متجانسة الأجنحة ويرقات الحشرات كاملة التطور التى تعيش على طعام سائل) فإنه لا تحدث عملية إعادة امتصاص الماء وربما تغيب حلمات المستقيم (ووتر هوس ، داى Waterhouse & Day عام ١٩٥٣) . وقد وجد أن بعض الماء يمكن أن يعاد امتصاصه من بول حشرة *Carausius* فى اللفائفى .

يتضمن امتصاص الماء وجود تحركات عادية وأخرى نشطة للماء . ويعتمد الامتصاص العادى على الضغط الاسموزى للهيمولمف الذى يفوق الضغط الاسموزى لمحتويات القناة الهضمية ، وإذا كان العكس صحيحا فإن الماء قد ينسحب من الهيمولمف . فى يرقة ذبابة *Lucilia* تعمل حموضة المعى الأوسط على تخثر بروتين الطعام وهذه العملية تخفض الضغط الاسموزى لمحتويات القناة الهضمية وبالتالى تُسَهّل عملية الامتصاص . يحدث الانتقال النشط ضد الضغط الاسموزى وبالتالى يزداد الامتصاص فيحدث تشبع بالماء . ففى يرقة *Sialis* (من رتبة Megaloptera ضخمة الأجنحة) يرتبط النقل النشط بتمثيل أيونات الصوديوم .

يمكن للحشرة أن تنظم كمية الماء من المستقيم حسب احتياجاتها . ففى الجراد الصحراوى من المحتمل حدوث هذا التنظيم عن طريق التغيرات فى النفادية العادية لجدار المستقيم (فيلبس Philips عام ١٩٦٤ — ب) .

١ — ٢ — ٥ الأيونات غير العضوية

تمتص الأيونات غير العضوية فى المعى الأوسط ويعاد امتصاصها من السوائل فى المستقيم . وقد توجد مناطق معينة لامتصاص الأيونات المختلفة فى المعى الأوسط . ففى يرقة ذبابة *Lucilia* توجد منطقة صغيرة فى منتصف المعى الأوسط يُمتص فيها الحديد بينما يمتص النحاس فى منطقتين صغيرتين تتميز بوجود خليط من الخلايا المحبة للدهون والخلايا المحبة للنحاس (شكل ١ — ٣) بينما تمتص الحشرة الكاملة لنفس الذبابة النحاس فى الجزء الأمامى والجزء الخلفى من المعى الأوسط .

وقد وجد أن جهد محتويات المستقيم فى الجراد الصحراوى يكون موجبا بالنسبة للهيمولمف (+ ١٥ إلى + ٣٠ ملليفولت) وبالتالى فإن أنيونات الكلور تخضع للامتصاص النشط . وتمتص كاتيونات الصوديوم والبوتاسيوم بطريقة عادية ولكن بكميات وفيرة بالنسبة لتركيزاتهما فى الهيمولمف مما يعتقد أنهما ايضا تمتصا بالطريقة النشطة .

ويمتص البوتاسّيوم بسرعة أعلى عشر مرات من امتصاص الصوديوم عند نفس التركيز فى المستقيم ويوضح ذلك النفاذية الاختيارية لجدار المستقيم (فيليبس Philips عام ١٩٦٤ — ب) . وترتفع هذه الثلاثة أنواع من الأيونات (الصوديوم والبوتاسيوم والكلور) ضد تركيزات المواد المشبعة جدا بالماء ، ولا يرتبط ذلك بامتصاص الماء نظرا لكون الماء قد يتدفق فى الاتجاه المعاكس . ولا ينطبق ذلك دائما على جميع الحالات ، ففى يرقة حشرة *Sialis* يظهر الامتصاص النشط لأيونات الصوديوم على أنه مرتبط بامتصاص الماء ، بينما يكون فرق الجهد بين المستقيم والهيمولمف كافيا لحدوث امتصاص البوتاسيوم ويحدث نفس النظام فى يرقة البعوضة المصرية *Aedes aegypti* حيث يكون امتصاص الصوديوم من المستقيم بالطريقة النشطة بينما يكون امتصاص البوتاسيوم بالطريقة العادية .

لا يتم تخزين الايونات فى الخلايا الطلائية للمستقيم ، ويحدث هذا فى الجراد الصحراوى على الأقل ، وتنطلق هذه الأيونات من الخلايا الطلائية الى الهيمولمف بالطريقة النشطة حيث توجد أيونات الصوديوم مثلا بتركيز عالى من الهيمولمف يفوق تركيز نفس الأيون فى الخلايا الطلائية (١٢٠ مللى مكافىء بالمقارنة بتركيز ٥٧ مللى مكافىء) وتكون الخلايا الطلائية مشحونة بشحنة سالبة بالنسبة للهيمولمف (فيليبس Philips عام ١٩٦٤ — ب) .

١ — ٣ كفاءة الاستفادة من الطعام

Efficiency of food utilisation

تختلف الكفاءة التى تستفيد بها الحشرة من الطعام باختلاف الحشرات . ففى كثير من الحشرات التى تتناول طعاما سائلا يوجد قليل من المخلفات الصلبة أو لا يوجد بالمرة حيث قد تكون القناة الهضمية مسدودة كما فى اليرقات التابعة لرتبة شبكية الأجنحة ، وهنا تكون الاستفادة فى هذه الحشرات عالية جدا . ومن ناحية أخرى تكون الاستفادة فى المن عموما ضعيفة حيث أن التدفق المستمر للعصارة النباتية فى القناة الهضمية للحشرة يتبعه عبور معظم هذه العصارة للخارج من فتحة الشرج على هيئة ندوة عسلية . ويتم نزع حوالى ٥٠ — ٦٠٪ من

نيتروجين الطعام المتناول بالعصارة النباتية ، هذا وبالرغم من أن الاستفادة من السكريات تكون منخفضة عادة فإنه تحدث بعض عمليات التحليل للسكريات التى تؤدى إلى تكوين السكريات الأحادية (ذات ست ذرات كربون فى الجزىء) والسكريات ذات الجزئيات القليلة وكلها سكريات تظهر فى الندوة العسلية (أوكلار Auclair عام ١٩٦٣) .

فى الحشرات التى تأكل النباتات الغضة تكون الاستفادة عموما من الطعام قليلة ، حيث تستفيد حوريات العمر الخامس من الجراد الصحراوى من حوالى ٣٥٪ فقط من الوزن الجاف للطعام الذى تناولته ولكن حوريات العمر الأول تستفيد من ٧٨٪ من هذا الطعام (دافى Davey عام ١٩٥٤) . وينطبق ذلك ويتحقق فى حالة وجود وفرة من الطعام . وإذا جُوِّعت الحشرة فإن الطعام يظل موجودا فى قناتها الهضمية لفترات طويلة ومن المحتمل أن ترتفع كفاءة الاستفادة منه .

تستفيد اليرقات التابعة لرتبة حرشفية الأجنحة من ٢٥ ــ ٤٠٪ من الوزن الجاف للطعام الذى تناولته ، أما الاستفادة من المواد المختلفة المكونه لهذا الطعام فإنها قد تختلف من حشرة إلى أخرى ، حيث تستفيد يرقات أبى دقيق الكرنب ***Pieris brassicae*** (من رتبة حرشفية الأجنحة) من الدهون أكثر من استفادة يرقات ***Aglais uritcae*** (من نفس الرتبة) (إيفانز Evans عام ١٩٣٩) .

وقد أعتبرت بعض الدراسات الحديثة أن الاستفادة من الطاقة تعتبر المقياس الأكثر دقة للاستفادة الاختيارية من الاستفادة الكلية للطعام . فيرقات حشرة ***Hyphantria*** (من رتبة حرشفية الأجنحة) تستفيد من حوالى ٢٣٪ من الطعام الذى تتناولة ولكنها تُمَثِّل حوالى ٢٩٪ من القيمة الحرارية للطعام الذى تتناوله (جيرى Gere عام ١٩٥٦) ، وتمثل النطاطات التابعة لجنس ***Orchelimum*** حوالى ٢٧٪ من القيمة الحرارية للطعام (سمولى ***Smalley*** عام ١٩٦٠) .

بالرغم من أن المستويات العالية للاستفادة تُعَبِّر عن الكفاءة من وجهة نظر التغذية فإن ذلك يتكافأ ويتوازن بواسطة عدة اعتبارات أخرى ، وقد تَحَصَّل (داد Dadd عام ١٩٦٠ ــ أ) على معدلات نمو أسرع ونسبة حياة أعلى للجراد من جنسى ***Schistocerca*** ، ***Locusta*** عند إضافة كميات كبيرة من السليولوز فى البيئة الصناعية وتنخفض الاستفادة إلى ٤٥ ــ ٥٠٪ بالمقارنة بنسب الاستفادة فى الحالة العادية (٧٠ ــ ٨٠٪) . ومن ذلك يمكن الاستدلال على أن العوامل الآلية والقيمة الغذائية للطعام لهما أهمية فى هذا الموضوع .

الفصـــل الثانـــى

التغــذية

NUTRITION

يجب أن يحقق الطعام الذى تناولته الحشرة وهضمته الاحتياجات الغذائية لها واللازمة لنموها وتطورها بحالة طبيعية وهذه الاحتياجات معقدة . وبالرغم من ضرورة وجود معظم المواد الغذائية فى الطعام فإن بعض هذه المواد يمكن أن تحصل عليها الحشرة من مصادر أخرى . فبعضها قد يتراكم داخل الحشرة ويحتفظ به فى أطوار الحشرة الحديثة وبعضها يتم تخليقه فى الحشرة من مكونات غذائية مختلفة أخرى ، بينما قد تزوِّد بعض الكائنات الحية الدقيقة الحشرة ببعضها . وتعتبر بعض هذه المواد وبالأخص الأحماض الأمينية والفيتامينات ضرورية لحدوث أى نمو وتطور فى الحشرة كما وأن بعض المواد الأخرى تكون غير ضرورية ولكنها لازمة لحدوث نمو وتطور أمثل فى الحشرة .

وتعتبر المواد النشوية المصدر الأساسى للطاقة وبرغم ذلك فهى ليست ضرورية دائما ، وتعتبر لازمة عادة للنمو العادى . ويوجد حوالى عشرة أحماض أمينية تعتبر ضرورية للأنسجة وانتاج الإنزيمات فى الحشرة . وعادة تعتبر الدهون ضرورية بكميات بسيطة فقط . ويعتبر الطعام المصدر الأساسى للإسترولات اللازمة لجميع الحشرات حيث لا تقدر على تخليقها . وتعتبر الفيتامينات المختلفة ضرورية فى الطعام الذى يعتبر المصدر الهام للأملاح غير العضوية أيضا .

فى حالة غياب بعض الاحتياجات أو فى حالة عدم وجود توازن بينها فى الطعام فإن النمو قد لا يحدث أو يكون ضعيفا ، كما قد تفشل عملية الانسلاخ :

يتأثر التلوين فى الحشرة أيضا ببعض عناصر الغذاء . أما فى الحشرات الاجتماعية التابعة لرتبة غشائية الأجنحة فإن تحديد أفراد المستعمرة يرتبط بالتغيرات الغذائية . ويعتبر المصدر الكافى من البروتين ضروريا فى انتاج البيض .

أثناء تناول الحشرة لطعامها وأثناء النشاطات الأخرى للحشرة قد تحدث الاصابة ببعض الكائنات الحية الدقيقة لكن فى بعض أنواع الحشرات توجد الكائنات الحية الدقيقة بصفة دائمة ويعتبر وجودها ضروى لنمو الحشرة بصورة طبيعية . فى بعض الأحيان تسكن هذه الكائنات الحية الدقيقة فى خلايا خاصة وتنتقل من جيل لآخر . وتوجد الكائنات الحيه الدقيقة عادة فى الحشرات ذات الطعام المحدود الذى ينقصه بعض المركبات الغذائية الضرورية وبالتالى قد تمد هذه الحشرة بهذه المركبات .

٢ ــ ١ الإحتياجات الغذائية

Nutritional requirements

من المتوقع أن تتساوى الاحتياجات الغذائية الأساسية لجميع الحشرات حيث تتشابه عمليات الأيض الأساسية فيها ، ولكن يوجد اختلافات فى الاحتياجات الغذائية لأنواع الحشرات المختلفة ، وقد تزداد هذه الاختلافات نتيجة الاختلافات الحقيقية فى الأيض بينها ، أو نتيجة وجود مخزون غذائى كافى متراكم بداخلها من الأطوار السابقة أو نتيجة قابلية الحشرة أو الكائنات الحيه الدقيقة المرتبطة بها على تخليق بعض المركبات الغذائية .

٢ ــ ١ ــ ١ التخزين

أحيانا لا تحتاج الحشرة إلى مادة غذائية ضرورية فى الطعام لوجود مخزون كافى منها متراكم داخل الجسم خلال فترة تناول الطعام السابقة والمبكرة . ويوجد نوعان هامان من المواد الغذائية المخزونه : المح فى البيضة والجسم الدهنى فى اليرقة والحشرة الكاملة . ونظرا لصغر حجم البيض النسبى ، لا يتمكن البيض من تخزين العناصر الغذائية الأكثر مثل الجلوكوز فى حالة وجود فائض عن احتياجات الجنين ولكن العناصر الغذائية الأقل مثل الفيتامينات قد توجد بكمية كافية لتلائم إحتياجات اليرقة المتطورة (جوردن Gordon عام ١٩٥٩) . ولا تخزن جميع العناصر الغذائية الأقل فى البيضة حيث وجد حمض اللينوليك Linoleic فى بيض الصرصور الألمانى بينما لا يوجد الثيامين .

وحيث أن هذه المخازن تستهلك فإن الحشرة تحتاج إلى تزويد مستمر بالعناصر الغذائية عن طريق الطعام الذى تتناولة . هذا وقد وجد أن بيض الصرصور الألمانى يحتوى على كمية كافية من إينوسيتول تكفى لنمو الحشرة إلى العمر اليرقى الثالث ، بينما فى بيض الجراد الصحراوى توجد كمية من بيتا كاروتين تكفى للنمو الطبيعى خلال طور الحورية كله ، ولكن إذا كان البيض موضوعا بواسطة إناث تعانى من نقص الكاروتين فإنه لن يوجد كاروتين مخزون فى البيض وتصبح مادة ضرورية فى طعام الحوريات يجب أن تتوافر لحدوث النمو الطبيعى (داد Dadd عام ١٩٦١ ــ ج) .

تخزن أكبر كمية من المواد الغذائية فى الأجسام الدهنية لليرقات والحشرات الكاملة ، ويحدث ذلك مثلا فى حالة الحشرات التابعة لرتبة حرشفية الأجنحة والتى لا تتناول طعاما فى طور الحشرة الكاملة . تتراكم كميات كافية من المخزون الغذائى فى اليرقة حتى تزود العمليات الأيضية فى الحشرة الكاملة . وإذا تناول الجراد الحشائش فى غذائة خلال العمرين الأول والثانى للحورية فإنه يقدر على اكمال نموه الى العمر الأخير للحورية بدون وجود للمواد النشوية فى الطعام وذلك لأن الجراد يمكنه تراكم كميات كافية من المواد النشوية فى الجسم الدهنى (داد Dadd عام ١٩٦٣) . يمكن أن تخزن العناصر الغذائية الأقل ، ففى يرقات *Anthonomus* (من رتبة غمدية الأجنحة) يتم تخزين كميات كافية من الكولين وإينوسيتول لتسمح بتطور البيض حتى فى حالة غيابها فى طعام الحشرات الكاملة .

فى بعض الحالات يمكن الحصول على المواد الغذائية من تحلل الأنسجة وبالتالى فإن المواد الغذائية اللازمة لتطور البعوض الذى يتوالد بكريا وتلك اللازمة لتطور صغار المن تشتق من التحلل الذاتى للعضلات الجناحية .

٢ ــ ١ ــ ٢ التخليق بواسطة الحشرة

تختلف قدرة الحشرات على تخليق المواد الغذائية الضرورية . فبعض المواد مثل الأحماض النووية يتم تخليقها فى

جميع الحشرات ، وهذا التخليق قد يكون كافيا للنمو . ولكن يتحسن النمو فى حشرة الدروسوفيلا إذا وجد حمض الريبونيوكليك . من الطعام فى بعض الأحيان يتم تصنيع الفيتامينات أيضا داخل جسم الحشرة ، كما يمكن للسواد الأعظم من الحشرات ، أن تُخلّق الكولين وحمض الاسكوربيك ، وتصنع حشرة **Tenebrio** حمض اللينوليك بداخلها ولكن تحتاجه بكمية محسوسة فى طعامها . وتقدر الحشرات على تخليق البيريدوكسين إلى حد ما بينما يمكن لثاقبات القصب الصغرى **Chilo** (من رتبة حرشفية الأجنحة) أن تُخلّق كثير من الأحماض الأمينية غير الضرورية بجسمها .

٢ ــ ١ ــ ٣ الاحتياجات الغذائية للحشرات

تستخدم المواد النشوية كمصدر للطاقة ، وقد تتحول إلى دهون للتخزين وإلى أحماض أمينية . وبالرغم من أن المواد النشوية تشكل الجزء الأعظم من الطعام إلا أنها لا تكون دائما ضرورية ويمكن أن يحل محلها البروتين أو الدهون ، وهذا يعتمد على القدرة على تحويل البروتينات أو الدهون إلى مركبات وسطية مناسبة لاستعمالها فى دورات تحويل الطاقة ، ويعتمد أيضا على السرعات التى تتم بها هذه التحويلات . وقد يحدث بعض من مثل هذا التحول فى معظم الحشرات ، وهذا يخدم انتاج الطاقة الكلى فى الجسم .

ففى الذباب المنزلى (من رتبة ثنائية الأجنحة) ينجح نمو وتطور الحشرات فى حالة الغياب الكامل للمواد النشوية ، كما يحل الشمع محل كل المواد النشوية فى طعام دودة الشمع ***Galleria*** (داد **Dadd** عام ١٩٦٤) . ومن ناحية أخرى لا يمكن أن تحل البروتينات أو الدهون محل المواد النشوية فى طعام الجراد من جنسى ***Locusta*** ، ***Schistocerca*** أو فى طعام حشرة *Pseudosarcophaga* (من رتبة ثنائية الأجنحة) (هوس **House** عام ١٩٥٩) . وتحتاج بعض الحشرات إلى كميات كبيرة من المواد النشويه ، فحشرة ***Tenebrio*** مثلا تفشل فى التطور إلا إذا وصل المحتوى النشوى إلى ٤٠٪ على الأقل من الطعام ، بينما يحدث النمو الأمثل إذا وصلت نسبة المواد النشوية فى الطعام إلى ٧٠٪ .

تعتمد الاستفادة من المواد النشوية المختلفة على القدرة على تحليل السكريات العديدة والسرعة التى تُمتص بها نواتج التحليل المختلفة ووجود الأنظمة الإنزيمية القادرة على إدخال هذه النواتج فى العمليات الأيضية . تقدر بعض الحشرات على استعمال مدى واسع جدا من المواد النشوية ، فمثلا تستعمل حشرة ***Tenebrio*** (من رتبة غمدية الأجنحة) النشا النباتى وكحول المانيتول والسكر المسمى الرافينوز والسكريات الثنائية كالسكروز والمالتوز وسيلوبيوز والسكريات الأحادية كالمانوز والجلوكوز . كذلك تقدر الحشرات الأخرى التى تعيش على المنتجات المخزونة والجراد من جنسى ***Lousta*** ، ***Schistocerca*** على الاستفادة من مدى واسع من المواد النشوية (داد **Dadd** عام ١٩٦٠ ــ ج) ، ولكن كثير من الحشرات التى تأكل النباتات الغضة مثل حشرة ***Melanoplus*** لا تقدر على الاستفادة من السكريات العديدة كما توجد بعض الحشرات التى تقدر على استعمال مدى محدود جدا من السكريات . فمثلا تستعمل ثاقبات القصب الصغيرة ***Chilo*** السكروز والمالتوز والفركتوز والجلوكوز فقط . ولا تُدعم سكريات البنتوز النمو عموما بل قد يكون لها نشاط سام وربما يرجع ذلك إلى انها تتعارض مع عملية الامتصاص أو مع عملية أكسدة السكريات الأخرى التى تستفيد منها الحشرة (ليبكى ، فراينكل **Lipke & Fraenkel** عام ١٩٥٦) .

هناك اختلافات فى قدرة اليرقات والحشرات الكاملة على الاستفادة من المواد النشوية ؛ فيرقه البعوض من جنس *Aedes* يمكنها استعمال النشا الحيوانى (الجليكوجين) والنشا النباتى بينما لا يمكن للحشرات الكاملة الاستفادة من هاتين المادتين .

الأحماض الأمينية : تحتاج الحشرة للأحماض الأمينية لبناء الأنسجة وإنتاج الأنزيمات . وتتواجد الأحماض الأمينية فى الطعام على هيئة بروتين الذى يشكل الجزء الأكبر من الطعام (٣٠ ــ ٤٠٪ من معظم البيئات الصناعية) ويقل نمو الحشرة اذا كان الطعام فقيرا بالبروتينات . وتوجد عشرة أحماض أمينية ضرورية حيث أن غياب أحد هذه الأحماض يمنع النمو عادة . وهذه الأحماض هى أرجنتين ، ليسين ، ليوسين ، أيزوليوسين ، تريبتوفان ، هستيدين ، فيغيل الانين ، ميثيونين ، فالين ، ثريونين ، ولكن توجد بعض الاختلافات فى احتياجات الحشرات المختلفة . فمثلا يعتبر الجليسين ضروريا لبعض أنواع حشرات ثنائية الأجنحة ، وألانين للصرصور الألمانى وبرولين للحشرات من جنس *Phormia* ولكن فى هذه الحالة يعتبر الميثيونين غير ضرورى ويمكن أن يحل حامض آخر مكانه . بالرغم من أن باقى الأحماض الأمينية غير العشرة السابق ذكرها غير ضرورية إلا أنها تلزم للنمو الأمثل حيث أن تخليقها من الأحماض الضرورية داخل الجسم يكون صعبا . ومن المحتمل أن يكون التوازن بين الأحماض الأمينية المختلفة له أهمية خاصة داخل الجسم .

الدهون : تعتبر الدهون الحالة التى تخزن عليها الطاقة داخل الجسم ، وتعتبر معظم الحشرات قادرة على تخليق الدهون لتخزينها ، ماعدا الحالات القليلة حيث لا تعتبر الدهون عادة ضرورية فى مكونات الطعام ، فتوجد كميات قليلة فقط منها فى أوراق النباتات وبالتالى فهى لا تشكل فى الحالة العادية المصدر العام لانتاج الطاقة فى الحشرات التى تأكل أوراق النباتات الغضة ، وحتى فى دودة الشمع *Galleria* لا يعتبر شمع النحل الجزء الضرورى فى طعام هذه الحشرة بالرغم من تحسن النمو عند وجوده (داد Dadd عام ١٩٦٤) . وتتأثر احتياجات الدهن المخزن فى الجسم كميا ونوعيا بالدهن الموجود فى الطعام (فرند Friend عام ١٩٥٨) ولكن هذا لا يعنى تخزين الدهون التى تناولتها الحشرة ببساطة ، بل تحدث تغيرات شاملة لهذه الدهون قبل تخزينها .

تحتاج جميع الحشرات إلى مصدر غذائى للإسترول بهدف الحصول على نمو وتكاثر عاديين ولكن مدى الاسترولات المستعملة يكون محددا بأهميتها مثل الكولسترول ذو مجموعة الايدروكسيل فى الوضع ٣ :

CH_3 — CH — CH_2 — CH_2 — CH_2 — $CH(CH_3)_2$; CH_3 ; CH_3 ; HO ; 1 2 3 4 5

الكولسترول

تقدر الحشرات التى تأكل النباتات من رتب مستقيمة وغمدية وثنائية وغشائية الأجنحة على استعمال استرولات النبات وتحولها إلى كولسترول أو إلى ٧ ــ ديهيدرو كولسترول ، بينما تقدر حشرة ***Dermestes*** (من رتبة غمدية الأجنحة) التى تتغذى على المادة الحيوانية على الاستفادة من الكولسترول و ٧ ــ ديهيدروكولسترول فقط . (ليفنسون **Levinson** عام ١٩٦٢) .

يمكن اختزال كمية الكولسترول التى تحتاجها الحشرة عند وجود ٢٢ ــ ديهيدو كولسترول أو ٧ ــ إرجو ــ سترول فى الطعام ولكن هاتين المادتين لا يمكنهما أن يحلا محل كل الكولسترول . وتسمى هذه المواد باسم العوامل المقتصدة ، ومن المحتمل أن تحل هذه المواد محل الكولسترول عندما يلعب دورا تركيبيا فى المركبات الأخرى فقط . ولكن الكولسترول نفسه تحتاجه الحشرة ليلعب دورا أيضيا خاصا . ولا يعرف هذا الدور على وجه التحديد .

يعتبر حمض اللينوليك ضروريا لبعض الحشرات مثل حشرة ***Ephestia*** (من رتبة حرشفية الأجنحة) والجراد الصحراوى . ويتعلق هذا الحمض بتكوين الفوسفاتيدات الدهنية وغيابه يؤدى الى حدوث انسلاخ غير طبيعى ، ويعتقد البعض أنه يلعب دورا فى انتاج أو فى وظيفة سائل الانسلاخ . وتقدر حشرة ***Tenebrio*** على تخليق حمض اللينوليك وقد يحدث ذلك أيضا فى حشرات أخرى .

لا تعتبر مادة كاروتين (بروفيتامين أ) مادة غذائية ضرورية عادة ولكن لها أهمية فى الجراد الصحراوى حيث توجد عادة بمخزون كافٍ فى البيضة لتسمح بالنمو ، ولكن فى الحشرات التى تنمو على بيئة خالية من الكاروتين وكانت تعانى من نقص فى مخزون الكاروتين فى البيض يحدث تأخر فى نموها وإعاقة فى انسلاخها وبالاضافة إلى ذلك فإن الحشرات تكون أصغر حجما وأخف وزنا وأقل نشاطا من الحشرات العادية . ولا يظهر اللون الأصفر أو البرتقالى العادى لحوريات الجراد (الناتج عن الكاروتين) عند غياب الكاروتين وتنخفض أيضا عملية التلوين باللون الأسود الذى يعزى إلى صبغة الميلانين .

وقد يكون الكاروتين لازما بكميات صغيرة فى طعام كل الحشرات حيث تشتق صبغة العين (رتينين) منه .

فيتامينات ب : هى مركبات عضوية وليست بالضرورة مرتبطة مع بعضها وتحتاج لها الحشرة بكميات صغيرة فى الطعام حيث لا يمكن تخليقها داخل الجسم . وتزود الفيتامينات غالبا المكونات التركيبية لمرافقى الانزيمات Coenzymes . ويمكن إعتبار أن الفيتامينات التى تحتاجها الحشرة عموما هى مجموعة فيتامينات ب القابلة للذوبان فى الماء .

وتعتبر فيتامينات ب ــ الثيامين والريبوفلافين وحمض النيكوتينك والبيريدوكسين وحمض البنتوثينك ــ ضرورية لمعظم الحشرات (جدول ٢) بينما تحتاج كثير من الحشرات البيوتين وحمض الفوليك والكولين أيضا (أنظر جلمور Gilmour عام ١٩٦١) . أما الفيتامينات الأخرى فقد يكون لأنواع معينة من الحشرات احتياجات خاصة منها . فمثلا تحتاج حشرة ***Tenebrio*** لمصدر به كارنيتين ولكن هذا المركب يمكن تخليقه بواسطة حشرتى ***Phormia*** ، ***Demestes*** . أما الفيتامينات الأخرى فبالرغم من كونها غير ضرورية إلا أنها قد تشجع النمو مثل مركب إينوسيتول فى حشرة ***Ephestia*** وحمض ليبويك ***Lipoic*** فى حشرة ***Hylemya*** (من رتبة ثنائية الأجنحة) .

جدول (٢) : الاحتياجات الدنيا من الفيتامينات للنمو الطبيعي فى الجراد الصحراوى (عن داد Dadd عام ١٩٦١) .

الفيتامين	الحد الأدنى للاحتياج بين هذه القيم (ميكروجرام / جرام طعام)
ثيامين	٥ر٢ ــ ٠ر٥
ريبوفلافين	٥ر٢ ــ ٠ر٥٠
حمض النيكوتينك	صفر ــ ٠ر١٠
بيريدوكسين	٥ر١٢ ــ ٠ر٥٠
حمض الفوليك	صفر ــ ٥ر٢
بانتوثينات	٠ر٥ ــ ٠ر٢٥
إينوسيتول	٠ر١٢٥ ــ ٠ر٥٠٠
كلوريد الكولين	٠ر٥٠٠ ــ ٠ر١٢٥٠

يوجد بعض التبادل بين فيتامينات ب ، فمثلا يمكن أن يحل الكارنيتين محل الكولين فى حشرة ***Phormia*** مما يدل أن هذه المركبات إما أن تكون قابلة للتحول أو أنها قابلة للتبادل فى الدهون المفسفرة (الفوسفوليبيدات) . تحتاج بعض الحشرات مثل الصرصور الألمانى والجراد من جنسي ***Locusta*** ، ***Schistocerca*** إلى كميات كبيرة نسبيا من الكولين ويبدو أن هذا المركب يُكَون وحدة تركيبية فى الدهن المعقد فضلا على كونه مرافقا للأنزيم . بعض المركبات الأخرى لها فعل مقتصد على الكولين ؛ فمثلا أمينو إيثانول ثنائى الميثيل **Dimethyl aminoethanol** يسرع النمو عند وجوده فى طعام يحتوى على كمية أقل من الحد الأمثل من الكولين . كما يحتاج الجراد أيضا إلى كميات كبيرة نسبيا من الإينوسيتول .

في بعض الحشرات تنتج الكائنات الحية الدقيقة فيها بعض فيتامينات ب ، فقد وُجد أن حشرة ***Stegobium*** تحتاج إلى الثيامين والبيريدوكسين فقط فى طعامها حيث تقوم الكائنات الدقيقة فيها بإمدادها بالريبوفلافين وحمض النيكوتينيك وحمض البانتوثنيك وحمض الفوليك والبيوتين والكولين .

حمض الاسكوربيك (فيتامين ج) : لا يعتبر حمض الاسكوربيك ضروريا فى الطعام ولكن ينتشر بصورة واسعة فى أنسجة الحشرة . ويوضح ذلك أن الحشرة قادرة على تخليقة . وقد وجد أن لبعض الحشرات احتياجات غذائية لحمض الاسكوربيك مثل الجراد الصحراوى ودودة القز (الشعراوى وآخرون ١٩٧٤) وقد ينطبق ذلك على معظم الحشرات آكلة النباتات الغضة وليس كلها (داد Dadd عام ١٩٦٣) . وفى حالة غياب هذا الحامض يخفق الجراد الصحراوى فى الانسلاخ ويموت . يتذبذب مستوى حمض الاسكوربيك فى الهيمولف ويصل إلى الحد الأدنى بعد انسلاخ الجراد الصحراوى مباشرة . وقد لوحظ نفس هذا التذبذب فى الحامض فى دودة القز أيضا .

الأحماض النووية : لا تعرف حشرة لها احتياجات مطلقة من الأحماض النووية التى يتم تخليقها بصورة عادية داخل جسم أى حشرة ، ولكن وجود هذه الأحماض فى الطعام يشجع نمو الدروسوفيلا ويرقات الحشرات الأخرى التابعة لرتبة ثنائية الأجنحة . والاحتياج فى هذا المثل يكون أساسا لحمض الأدينيليك بسبب أنه ربما يتم تخليقه بكمية أقل من المطلوبة أو ربما تحتاج له الحشرة بكميات أكبر (كما فى أدينوزين ثلاثى الفوسفات وأدينوزين ثنائى الفوسفات) عن باقى مكونات الأحماض النووية .

الأملاح غير العضوية : يعتبر المصدر الغذائى للأملاح غير العضوية ضروريا ولكن أبحاث قليلة نسبيا على احتياجات الحشرة للأملاح قد أجريت بسبب وجود الأملاح عادة كملوثات لباق العوامل الغذائية . وترجع أهمية الأملاح غير العضوية فى المحافظة على التوازن الأيونى ليناسب نشاط الخلايا الحية والى أنها تعمل كعوامل مساعدة لبعض الأنظمة الأنزيمية وإلى أنها تعمل كأجزاء مكملة للأخرى . ينمو الجراد الصحراوى على طعام يحتوى على الصوديوم والكالسيوم والبوتاسيوم والماغنسيوم والكلوريد والفوسفور فقط ، مع وجود بعض عناصر أخرى توجد بكميات ضئيلة جدا كآثار أو تلوثات (داد Dadd عام ١٩٦١ — ب) . والعناصر الدقيقة الضرورية التى تحتاجها الحشرة بكميات ضئيلة جدا هى الحديد والنحاس واليود والمنجنيز والزنك والنيكل (تراجر Trager عام ١٩٥٣) .

تُظهر معظم الحشرات عدم حساسية نسبية للاختلافات الكبيرة فى مستويات ونسب العناصر المختلفة فى الطعام .

٢ — ٢ تأثير نقص الطعام

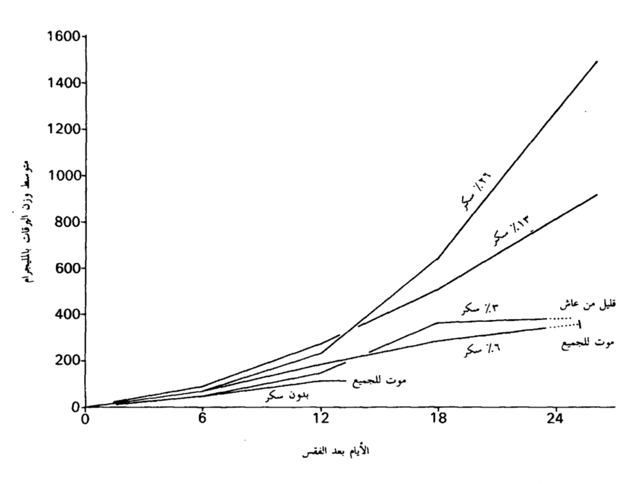
The effects of dietary deficiencies

النقص الغذائى الناتج عن وجود كميات غير كافية من المواد الغذائية فى الطعام يبدو فى عدة أتجاهات (أنظر هوس House عام ١٩٦٣) . فقد يُضعِف النمو أو الانسلاخ أو قد يؤثر على شكل الجسم أو قد يكون له تأثيرات ضارة وغير مرغوب فيها على التناسل .

٢ — ٢ — ١ التغذية والنمو

تعتبر بعض المواد الغذائية ضرورية لحدوث نمو ، فمثلا تحتاج جميع الحشرات إلى استرول فى طعامها وعند غياب الاسترول المناسب تموت الحشرة (داد Dadd عام ١٩٦٠ — ب) . وينطبق ذلك أيضا على الأحماض الأمينية والفيتامينات . أما غياب باقى المواد الغذائية فإنه يقود إلى ضعف النمو ولو أنه يحدث فعلا فى غيابها . فمثلا يمكن ليرقات الدروسوفيلا أن تعيش بدون حمض الريبونيوكليك فى طعامها ولكن يكون النمو أسرع فى حالة وجود هذا الحامض (سانج Sang عام ١٩٥٩) . وبالمثل فى الجراد الصحراوى يحدث اسراع للنمو فى وجود فيتامينات كارنيتين وحمض ليبويك والجلوتاثيون وفيتامين ب ١٢ بالرغم من أنها جميعها لا تعتبر ضرورية (داد Dadd عام ١٩٦٣) .

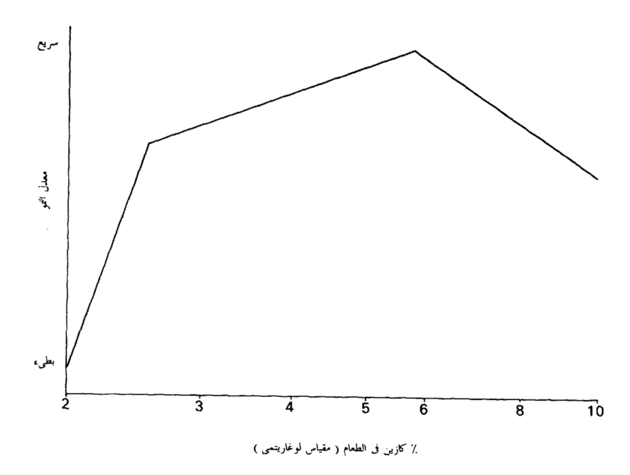
تعتبر المواد الغذائية الضرورية فى الطعام هامة ، ويجب أن تصل هذه الكميات إلى قيم الحدود الدنيا لها على الأقل اذا أريد الحصول على نمو وتطور عاديين . فمثلا يحتاج الجراد الصحراوى إلى ٢٪ سكر فى الطعام على الأقل للحصول على نمو جيد (شكل ٢ — ١) (داد Dadd عام ١٩٦٠ — ج) بينما يصل الحد الأدنى لاحتياج الحشرة من الكولسترول إلى حوالى ملليجرام واحد لكل جرام من الطعام (داد Dadd عام ١٩٦٠ — ب) ، أما بالنسبة لمجموعة فيتامينات ب فإن احتياج الحشرة منها يتراوح ما بين ٥ر٢ إلى ١٠٠٠ ميكروجرام لكل جرام من الطعام (جدول ٢ ، داد Dadd عام ١٩٦١) . تزيد قدرة الحشرة على تحمل وجود زيادة من المواد الغذائية فى الطعام مثل الفيتامينات والأملاح غير العضوية وهنا لا يحدث تثبيط لنمو الجراد الصحراوى إذا زادت تركيزات هذه



شكل (٢ ــ ١) تأثير التركيزات المختلفة من السكروز على نمو الجراد من جنس *Schistocerca* (عن داد Dadd عام ١٩٦٠ ــ ب) .

المواد إلى حوالى عشرة أضعاف الحد الأدنى لها فى الطعام (داد Dadd عام ١٩٦١ ــ أ ، ب) . ولكن هذه الحالة لا تنطبق دائما على جميع المواد الغذائية . فمثلا وجد أن المستوى الأمثل للكازين وباقى المواد الغذائية فى طعام يرقات الدروسوفيلا يؤدى إلى نمو طبيعى للحشرة وأن ارتفاع أو انخفاض هذا المستوى يقلل معدل نمو وتطور الحشرة (شكل ٢ ــ ٢ ، سانج Sang عام ١٩٥٩) ، كما يصبح النمو بطيئا فى حشرة *Tribolium* عند وجود تركيز عالى من البيوتين فى الطعام .

تعتبر نسب المواد الغذائية لبعضها فى الطعام هامة أيضا . فمثلا تركيز الريبونيوكلييك اللازم لحدوث نمو وتطور أمثل فى حشرة الدروسوفيلا يتضاعف فى حالة غياب حمض الفوليك . كما أن زيادة تركيز الكازين فى الطعام من ٤٪ إلى ٧٪ يلزمه مضاعفة تركيزات حمض النيكوتنيك وحمض البانتوثنيك والبيوتين وحمض الفوليك للحصول على نمو أمثل . هذا التضاعف فى تركيزات الفيتامينات يعكس النشاط العظيم للنظام الأنزيمى فى حالة وجود تركيزات عالية من البروتين .



شكل (٢ ــ ٢) : تأثير التركيزات المختلفة من الكازين على معدل نمو يرقات الدروسوفيلا (عن سانج Sang عام ١٩٥٩) .

قد تتغير الاحتياجات الغذائية فى الأطوار المختلفة للحشرة : فمثلا يحتاج الجراد الصحراوى إلى مواد نشوية أكثر فى الأعمار المتقدمة من طور الحورية عنها فى الأعمار المبكرة . وفى دودة الذرة الأوربية (من رتبة حرشفية الأجنحة) يمكن لليرقة أن تنمو خلال الثلاثة أعمار الأولى بدون مواد نشوية ، وفى هذه الحالة فإن احتياجاتها الغذائية الزائدة من هذه المواد فى الأعمار الأخيرة ترتبط بتراكم المخزون الغذائى فى الجسم الدهنى . ويمكن للصرصور الألمانى أن ينمو إلى العمر الثالث للحورية بدون الإينوسيتول ، كما يمكن للجراد الصحراوى الحديث السن أن يعيش بدون حمض الأسكوربيك ولكن هذه المواد تحتاجها الحشرات فى الأعمار المتقدمة . وفى جميع الأمثلة السابقة يلاحظ أن المواد الغذائية التى تكفى الأعمار الأولى تكون مخزونة فى البيضة ، فإذا ما نفذ المخزون من هذه المواد ، وجب تواجد هذه المواد فى الطعام وهذا ما يظهر فى الأعمار المتقدمة .

٢ ــ ٢ ــ ٢ التغذية والإنسلاخ

قد يؤثر نقص التغذية على الانسلاخ ، فقد وجد أنه فى حالة غياب حمض اللينوليك أو حمض الأسكوربيك

يفشل الجراد الصحراوى فى الإنسلاخ فى الوقت المناسب . تحتاج أيضا حشرة ***Ephestia*** إلى كمية كافية من حمض اللينوليك فى الطعام لكى تنسلخ الانسلاخ النهائى بنجاح ، أما فى وجود كمية أقل من الحد الأمثل من هذا الحمض فإن الحشرة الكاملة تخرج وأجنحتها خالية من الحراشيف حيث لا تنفصل الحراشيف عن جليد العذراء . أما فى حالة وجود طعام خالى من حمض اللينوليك فإن الحشرة تفشل فى الانسلاخ ولا تخرج الحشرة الكاملة .

٢ ــ ٢ ــ ٣ التغذية وشكل الجسم

يتأثر التلوين بتغذية الحشرة إما من خلال غياب بعض مكونات الحبيبات الملوِّنة أو من خلال وجود عوائق فى أيض هذه الحبيبات . وقد وجد أن غياب بيتا كاروتين له تأثيرين على الجراد الصحراوى ، فالكاروتين يعتبر مادة ضرورية لهذه الحشرة حيث أنها تعطى اللون الأصفر المميز لجسم الجرادة ، وفى حالة غياب الكاروتين تنخفض عملية تكوين الميلانين المسئول عن تكوين الصبغة السوداء (داد Dadd عام ١٩٦١ ــ ج) . كما لوحظ أنخفاض عملية التلوين وتكوين الصبغات الملوِّنة فى يرقات بعوضة الأييدس ***Aedes*** إذا لم يوجد الحمض الأمينى التيروسين مع كمية قليلة من الفينيل الآنين فى الطعام .

اذا وُجد الطعام بنوعية كافية ولكن الكمية المتاحة منه محدودة فإن الحشرات الكاملة الناتجة تكون أصغر حجما من الحشرات التى تتناول نفس الطعام بكميات كافية . فمثلا حشرة ***Ephestia kühniella*** تحتاج إلى حوالى ١٣ر٠ جرام من الدقيق غير المنخول لكى تنمو طبيعيا ، أما عند تقديم كميات أصغر من الدقيق (حتى إذا وصلت إلى ٠٤ر٠ جرام فقط) فإن الحشرات الكاملة تخرج من العذارى أيضا ولكن أحجامها تكون أصغر من الحالة العادية (نورس Norris عام ١٩٣٣) . وقد تتغير النسب بين أطوال الأجنحة بالنسبة للجسم باختلاف الطعام .

قد تؤدى التغيرات فى الطعام إلى تعدد الأشكال فى الحشرات . فحشرة ***Melittobia*** تتطفل فى الزنبور ***Trypoxylon*** ، وتنمو الإثنى عشر إلى العشرين يرقه الأولى وتتطور بسرعة ، أما الحشرات الكاملة الناتجة فإن أجنحتها تكون قصيرة ومجعده وتتراوج وتضع الإناث البيض فى نفس العائل . أما يرقات الطفيل التى توضع بعد ذلك (بعد العشرين) فإنها تنمو وتتطور ببطء وينتج عنها حشرات كاملة ذات أجنحة كاملة النمو وتترك هذه الحشرات العائل . وترجع هذه الاختلافات الى التغيرات فى الإمداد الغذائى من العائل .

تتضمن الاختلافات الغذائية وجود ظاهرة تعدد الأشكال فى الحشرات الاجتماعية التابعة لرتبة غشائية الأجنحة (ميتشينر Michener عام ١٩٦١) . فمثلا تتغذى بعض يرقات نحل العسل بواسطة الشغالات على طعام ذو نوعية وكمية معينة وينتج عن هذه اليرقات ملكات . وفى النمل ***Myrmica rubra*** يعتمد تطور اليرقات إلى ملكات أم لا على المعاملة التى تلقاها مبكرا فى العمر الثالث وخصوصا حالة الشغالات التى تغذى هذه اليرقات . فشغالات الربيع تساعد اليرقات على النمو السريع وتصبح هذه اليرقات فيما بعد شغالات . أما اذا تغذت اليرقات بواسطة شغالات الخريف فإن نموها وتطورها يكون بطيئا وتقضى الشتاء على هيئة يرقات أيضا وأكبر الأفراد فى هذه

المجموعة يتطور إلى ملكات فى الربيع التالى (وير Weir عام ١٩٥٩) . وينتج هذا الاختلاف من إختلاف الطعام والذى فيه تكون الافرازات الغدية للشغالات فى حالات فسيولوجية مختلفة تؤدى إلى اختلاف القيمة الغذائية للطعام .

٢ ــ ٢ ــ ٤ التغذية والتناسل

تلعب التغذية دورا هاما فى انتاج البيض من اناث الحشرات (جوهانسون Johanson عام ١٩٦٤) . فمثلا إناث حشرة *Leptinotarsa* (من رتبة غمدية الأجنحة) التى تأكل نباتات البطاطس الصغيرة ذات المحتوى العالى من الليسيثين تضع من ٣٠ إلى ٥٠ بيضة فى كل لطعة ، أما تلك التى تأكل نباتات متقدمة فى العمر ذات محتوى منخفض من الليسيثين فإنها تضع من ٨ إلى ٢٠ بيضة فقط فى كل قطعة ، كما وجد أن الاناث التى تأكل نباتات البطاطس من نوع ***Solanum commersonii*** بدلا من نوع ***S. edinense*** تمتنع تماما عن وضع البيض . وفى الحشرات التى لا تتناول طعاما فى طور الحشرة الكاملة كما هو الحال فى دودة القز (الشعراوى وآخرون ١٩٧٥) تُخزن المواد الغذائية بواسطة اليرقة وبالتالى فإن طعام اليرقات ذو أهمية كبيرة فى انتاج البيض . وفى معظم الحشرات يرتبط كثرة النسل ارتباطا كبيرا بتغذية الحشرة الكاملة ولو أن المخزون الغذائى باليرقات قد يكون له أيضا أهمية .

للبروتين أهمية كبيرة فى انتاج المح وبالتالى يجب أن يحتوى طعام اناث الحشرات على بروتين . فى إناث الحشرات الكاملة غير الملقحة للذباب المنزلى تكون النسبة بين السكروز الى البروتين فى الطعام ١:١٦ بينما تبلغ هذه النسبة فى الاناث واضعات البيض إلى ١:٧ وفى ذبابة ***Calliphora*** يتغير اختيار الطعام دوريا خلال مراحل تكوين الملح . ففى المراحل المبكرة من تطور البيض تتناول الحشرة طعاما يحتوى على نسبة عالية من البروتين ويقوم هذا البروتين بتنبيه الجسم الكرِّى (كوربس الآتم) الذى يفرز عاملا يؤدى إلى تناول المادة النشوية خلال فترة ترسيب المح فى البيضة .

ويؤدى نزع نواتج أيض البروتين من هيمولمف الحشرة فى هذا الوقت إلى انخفاض نشاط الجسم الكرِّى (كوربس ألآتم) وبالتالى تتناول الحشرة كمية أقل من المواد النشوية (سترانجوايز ــ ديكسون Strangways-Dixon عام ١٩٥٩) .

تختلف الحاجة إلى البروتين لإنتاج البيض باختلاف جنس الحشرة وبالتالى الى السلوك الغذائى فى بعض الحشرات التابعة لرتبة ثنائية الأجنحة مثل البعوض وذباب التابانا ، وفيها تكون الاناث ثاقبة ماصة للدم بينما تتناول الذكور غذاءها من رحيق الأزهار . فبعض اناث البعوض لا تضع بيضا إلا إذا تناولت وجبة الدم ، بينما البعض الآخر من الاناث يمكنها وضع المجموعة الأولى من البيض بدون تناول وجبه الدم ، وهنا يأتى البروتين اللازم لتكوين المح من المخزون فى الجسم الدهنى كما فى بعوضة ***Culex pipiens*** أو من تحلل عضلات الطيران كما فى بعوضة ***Aedes Communis*** . وقد لوحظ فى بعض البعوض أن الاختلاف بين الاناث التى تضع بيضا بدون تناول وجبه الدم والاناث التى لا تضع بيضا إلا بعد تناول هذه الوجبة يرجع إلى اختلافات فى التحكم الهرمونى فضلا على الاختلافات فى تخزين الطعام داخل هذه الحشرات (كليمنتس Clements عام ١٩٦٣) .

تؤثر العوامل الغذائية (غير البروتين) على انتاج البيض . فمثلا ينخفض عدد البيض الذى تضعه انثى البرغوث *Xenopsylla* اذا تطفلت على فيران تعانى نقصا فى الثيامين فى دمها .

اذا تناولت انثى بعوضة الكيولكس غذاءها من دم طائر الكنارى فإنها تضع ضعف عدد البيض الذى يمكن أن تضعه الأنثى التى تناولت دم آدمى ، بينما يرتبط عدد البيض الموضوع من بعوضة الأيدس ***Aedes*** بمستوى الأيزوليوسين فى الدم الذى تناولته . وهنا يمكن استنتاج أن طعام اليرقات قد لا يكون مناسبا لإنتاج البيض فى الحشرة الكاملة . ويظهر ذلك فى حالة الدروسوفيلا حيث يكون للفركتوز أهمية فى عملية انتاج البيض فى الحشرة الكاملة بينما تقل أهميته لليرقات .

لكمية الطعام أيضا أهمية . ففى حشرة ***Ephestia*** يرتبط عدد البيض الموضوع بكمية الدقيق الذى تناولتها الحشرة فى الطور اليرق ، وفى بق الفراش يزداد عدد البيض الموضوع بزيادة حجم وجبة الدم التى تتناولها الحشرة .

قد يؤدى نقص التغذية إلى حدوث إضطرابات فى عملية تخليق المح (هوس **House** عام ١٩٦٣) . ففى حشرة ***Rhodnius*** لا يترسب المح اذا لم تتناول الحشرة وجبة الدم لعدم وجود بروتين فى الحشرة لتكوين هذا المح . ولكن لا يظهر هذا التأثير فى جميع الحالات حيث يتم تخليق البروتين تحت تحكم هرمونى وبالتالى فإن عدم تنبيه الجسم الكرِّى (كوربس الاتم) قد ينتج عنه عدم تكوين البروتين بغض النظر عن وجود مخزون كافى منه فى الجسم . وفى ذبابة ***Calliphora*** يتم تنبيه الجسم الكرِّى بواسطة البروتين الذى تناولته الحشرة مع باقى مكونات الطعام . حتى إذا ما انتج البيض ، فإن حيويته تعتمد جزئيا على طعام الحشرة الكاملة . فقد وجد أن بيض حشرة ***Anthonomus*** يفشل فى الفقس إذا لم يوجد كولسترول فى طعام الحشرة الكاملة ، كما تتناسب نسبة فقس بيض الذباب المنزلى مع كمية الكولسترول فى الطعام .

٢ ــ ٣ الكائنات الحية الدقيقة

Micro - organisms

تتناول كثير من الحشرات الكائنات الحية الدقيقة عرضا وبالصدفة مع طعامها ، بينما يكون لبعض الحشرات الأخرى ارتباطا ثابتا بالكائنات الحية الدقيقة التى تعيش إما فى قناتها الهضمية أو فى خلايا الأنسجة المختلفة .

٢ ــ ٣ ــ ١ الارتباطات العارضة (بالصدفة)

تدخل الكائنات الحية الدقيقة بصفة حتمية للقناة الهضمية للحشرة أثناء تناولها الطعام ولذلك توجد بيئة من هذه الكائنات داخل معظم الحشرات . فمثلا تكون القناة الهضمية للنطاطات خالية تماما من هذه الكائنات بعد الفقس مباشرة ولكنها سرعان ما تحتوى على مجاميع بكتيرية تزداد فى اعدادها وأنواعها خلال فترة حياة الحشرة .

وعموما يوجد بالحشرات ذات القناة الهضمية المستقيمة كمية من الكائنات الحية الدقيقة أقل من الحشرات ذات القناة الهضمية المعقدة ومدى من رقم الحموضة فى أجزائها المختلفة مما يسمح بوجود مجاميع من أنواع مختلفة من هذه الكائنات . وقد وجد أن مجاميع الكائنات الحية الدقيقة الموجودة فى القناة الهضمية عن طريق الاصابة بالصدفه تعكس ما هو موجود منها فى البيئة التى تعيش فيها الحشرات (بروكس **Brooks** عام ١٩٦٣ ــ أ) .

هذه الارتباطات العارضة بالكائنات الحية الدقيقة تعتبر هامة فى تغذية بعض الحشرات . فبعض الخنافس لها حجرة تخمر فى المعى الخلفى والتى فيها تستبقى قطع الخشب العفنة مع ما تحوية من كائنات حية دقيقة ثم تستمر هذه الكائنات فى تخمر قطع الخشب ، وبدون هذه الكائنات لا تتمكن الحشرة من الاستفادة من سليولوز الخشب .

فى حالات أخرى لوحظ أنه بالرغم من عدم ضرورة وجود الكائنات الحية الدقيقة إلا أن تلوث الطعام بها يسرع من معدل النمو والتطور للحشرة . فالطور اليرقى لحشرة *Hylemya* التى تعيش على طعام معقم تستغرق ٢٧ يوما لتصل إلى طور العذراء بينما تستغرق اليرقة التى تأكل نفس الطعام ولكنه ملوث بالبكتريا ١٠ أيام فقط (فرند وآخرون Friend et al. عام ١٩٥٩) . ويستنتج من ذلك أن الكائنات الحية الدقيقة قد تجعل الطعام غير المناسب كافيا من حيث محتوياته بإضافة فيتامينات ضرورية ومركبات أخرى لازمة للحشرة . ويرى فرند وآخرون (Friend et al.) عام ١٩٥٩ أن البصل وحده لا يعتبر طعاما كافيا لحشرة *Hylemya* ولكن البكتريا التى تعيش فى انفاق تصنعها اليرقة تضيف للطعام بعض المواد الضرورية والتى عند نقصها لا تستطيع الحشرة أن تعيش .

تساعد الكائنات الحية الدقيقة أيضا على هضم الشمع فى دودة الشمع *Galleria* بالرغم من قدرة الحشرة على الحياة بدون هذه الكائنات .

٢ ــ ٣ ــ ٢ الارتباطات الثابتة

عموما تحدث الارتباطات الثابتة للكائنات الحية الدقيقة فى الحشرات بالطعام المحدود الذى ينقصه بعض المواد الغذائية الضرورية حيث تقوم هذه الكائنات بتعويض هذا النقص . وتوجد الكائنات الحية الدقيقة فى الحشرات التى تأكل الخشب والحشائش الجافة والريش والشعر والصوف وفى الحشرات التى تتناول العصارة النباتية كطعام وتلك الماصة للدم التى لا تتغذى على أى شيء ما عدا الدم . أما الحشرات الماصة للدم التى تتناول فى مرحلة من مراحل حياتها طعاما غير الدم فلا تحوى كائنات حية دقيقة بداخلها . وبالتالى فإن تبادل المنفعة بين الحشرة والكائنات الحية الدقيقة توجد فى البق والقمل وذبابة التسى تسى وكلها من الحشرات الماصة للدم . أما فى البراغيث فبالرغم من أنها ماصة للدم إلا أنه لا يوجد تبادل للمنفعه حيث تعيش يرقاتها حرة ولا تتغذى على الدم (ويجلسورث Wigglesworth عام ١٩٥٢) .

توجد الكائنات الحية الدقيقة أيضا فى الصراصير وبعض أنواع النمل ، وهذه حشرات ذات طعام مختلف ومتنوع وبالتالى فإن وجود الكائنات الدقيقة فيها لا يرتبط بتحديد نوع الطعام . وفى حالة الصرصور الألمانى وجد أنه فى الطعام الفقير فى محتوياته الغذائية لا يوجد توازن بين الأحماض الأمينية بصورة مثلى ، وبالتالى تحدث عمليات تجديد وإعادة بناء ، وهنا تكون الحاجة ضرورية لوجود كميات محسوسة وغالبا عالية من الريبوفلافين والبيريدوكسين فتقوم الكائنات الحية الدقيقية بإمداد الطعام بهذه المكونات وبمكونات غذائية أخرى (جوردون Gordon عام ١٩٥٩) .

أنواع الكائنات الحية الدقيقة : تعتبر البكتريا والكائنات الشبيه بالبكتريا أكثر الكائنات الحية الدقيقة شيوعا فى الحشرات حيث توجد فى الصراصير المنزلية والحشرات التابعة لرتب متساوية ومتجانسة الأجنحة والقمل الماص والقمل القارض وغمدية وغشائية وثنائية الأجنحة . بالاضافة إلى ذلك توجد السوطيات فى الصراصير آكلة

الخشب والنمل الأبيض كما توجد الخمائر فى متجانسة وغمدية الأجنحة . وفى كثير من الحالات لا تعرف الطبيعة المحكمة والصحيحة للكائنات الحية الدقيقة .

وجودها فى جسم الحشرة : فى بعض الحشرات توجد الكائنات الحية الدقيقة بحالة حرة فى تجويف القناة الهضمية كما فى حالة السوطيات التى تعيش فى المعى الخلفى للصراصير آكلة الخشب والنمل الأبيض . وكما فى حالة البكتريا التى تعيش فى الزوائد الأعورية للمعى الأوسط فى الحشرات الماصة للعصارة النباتية والتابعة لمتغايرات الأجنحة Heteroptera . أما فى حشرة ***Rhodnius*** فتعيش البكتريا فى كهوف بين خلايا الجزء الامامى من المعى الأوسط .

توجد معظم الكائنات الحية الدقيقة فى خلايا الأجزاء المختلفة من الجسم وتعرف هذه الكائنات باسم الخلايا الفطرية **Mycetocytes** وقد تتجمع مع بعضها لتكون أعضاء تسمى الأجسام الفطرية **Mycetomes** .

والأجسام الفطرية كبيرة ومتعددة الخلايا وتوجد فى كثير من أنسجة الجسم المختلفة وتوجد الكائنات الحية متحدة فيها عادة عندما تتميز الخلايا فى البداية فى الطور الجنينى ، ولكن فى بعض الحالات تنمو وتتطور الخلايا لبعض الوقت إلى أن تغزوها هذه الكائنات . والأكثر شيوعا هو انتشار الخلايا الفطرية خلال الجسم الدهنى كما فى الصراصير المنزلية ، أما فى حشرة ***Haematopinus*** فإنها تكون على هيئة خلايا منتشرة فى الطبقة الطلائية للمعى الأوسط ، وفى حشرات أخرى قد تكون فى الأنابيب المبيضية أو تكون بحالة حرة فى الهيمولمف .

قد تنشأ الأجسام الفطرية فى جدار القناة الهضمية كما فى القمل الماص وذبابة التسى تسى حيث يشكل الجسم الفطرى حلقة من خلايا المعى الأوسط المتطاولة أو فى أنابيب ملبيجى المتحورة كما فى الحشرات التابعة لرتبة غمدية الأجنحة ولكنها عموما لا تعتمد على القناة الهضمية . وفى يرقات حشرة ***Calandra*** (من رتبة غمدية الأجنحة) يشكل الجسم الفطرى تركيب على هيئة حرف U ويزود جيدا بالقصبات الهوائية التى تقع أسفل المعى الأمامى ، ولكنها لا ترتبط مع هذا الجسم (مسجراف **Musgrave** عام ١٩٦٤) . وقد وجد جسم فطرى صغير بالقرب من الغدد التناسلية فى بق الفراش . وفى الحشرات كاملة التطور توجد الأجسام الفطرية عادة فى الأطوار غير الكاملة ، وعندالتطور تنشطر الأجسام الفطرية إلى خلايا فطرية تصبح مدفونة فى الأعضاء الداخلية للحشرة الكاملة ، وفى حالة حشرة ***Calandra*** تدفن فى الزوائد الأعورية الموجودة فى الجزء الأمامى من المعى الأوسط .

فى الصراصير آكلة الخشب يُوجد نوعان من الكائنات الحية الدقيقة : السوطيات المعوية والأشكال شبيهة بالبكتريا الموجودة داخل الخلايا فى الجسم الدهنى . ويحدث هذا الوضع أيضا فى النمل الأبيض ***Mastotermes darwiniensis*** ولكن باقى النمل الأبيض آكل الخشب يحتوى على كائنات دقيقة فى قناته الهضمية فقط .

أهمية الكائنات الحية الدقيقة فى الحشرة : من المعروف أن السوطيات المعوية فى الصراصير المنزلية والنمل الأبيض تختص بهضم الخشب ويتحرر منها منتجات يمكن للحشرة أن تستفيد منها . وقد وجد فى بعض الحالات القليلة أن الكائنات الحية الدقيقة تدعم الحشرة بمواد غذائية ضرورية . كما أن الخمائر الموجودة فى حشرة ***Stegobium*** تزود الحشرة بفيتامينات ب واسترولات وتفرزها فى القناة الهضمية للحشرة وقد تكون هذه المركبات عبارة عن نواتج عمليات الهضم التى تجرى داخل الكائنات الحية الدقيقة . كما تزود هذه الكائنات الصرصور الألمانى

ببعض الأحماض الأمينية ومن الممكن الببتيدات الثلاثية ومجموعة فيتامينات ب . وقد وجد أن دم العائل المعقم طبيعيا يحتوى على بعض فيتامينات ب بكميات أقل من التى تحتاجها الحشرة المتطفلة . وقد وجد أن هذا النقص يمكن أن يُعوَّض فى حشرة ***Rhodnius*** بواسطة الكائنات الحية الدقيقة فيها .

وتوجد بعض الأدلة التى تشير إلى أن الكائنات الحية الدقيقة والموجودة بالذات فى الحشرات متجانسة ومتغايرات الأجنحة تختص بالأيض النتروجينى (توث Toth عام ١٩٥٢) وقد ينتج ذلك من تثبيت النتروجين الحر أو تحلل مخلفات نواتج الأيض فى الحشرة مثل اليوريا وحمض اليوريك إلى مواد نتروجينية يمكن الاستفادة منها .

فى حشرة ***Stictococcus sjoestedti*** قد تختص الكائنات الحية الشبيهة بالبكتريا بتحديد الجنس . ففى الانثى البالغة تهاجم الخلايا الفطرية المبيض وتصيب البويضات التى تجاورها فقط ، وبالتالى تنتج الانثى نوعين من البيض : بيض يحتوى على كائنات حية دقيقة وآخر لا يحتوى على هذه الكائنات . فالبيض الخالى من الاصابة ينمو جنينه بكريا ويتطور لينتج ذكوراً ، بينما البيض المصاب يتطور جنينه منتجا إناث (ريشاردز ، بروكس Richards & Brooks عام ١٩٥٨) .

يختلف تأثير فقد الكائنات الحية الدقيقة باختلاف الحشرات ويعتمد أيضا على الطعام المتاح للحشرة . ففى حالة غياب هذه الكائنات تصبح حشرة ***Calandra*** أصغر وأقل وزنا ، بينما فى حشرة ***Rhodnius*** التى تُحرم من وجود الكائنات الحية الدقيقة فى قناتها الهضمية نادرا ما تصل هذه الحشرة إلى طور الحشرة الكاملة . مما سبق يتضح أن كثير من الحشرات يمكنها الحياه فى وجود أو عدم وجود الكائنات الحية الدقيقة فيها وذلك فى حالة حصولها على طعام كاف ومناسب . أما اذا كان الطعام غير مناسب للحشرة بسبب نقصه لبعض المواد الغذائية فإن وجود الكائنات الحية الدقيقة بالحشرة يصبح حيويا .

نقل الكائنات الحية الدقيقة : فى الكائنات الحية الدقيفة التى ترتبط ارتباطا ثابتا بالحشرات يجب تدبير انتقالها من جيل الآباء إلى جيل الأبناء وتوجد أربع طرق رئيسية لنقل هذه الكائنات الحية الدقيقة (بروكس Brooks عام ١٩٦٣ — ب) .

الفصل الثالث

الجسم الدهنى وعمليات الأيض

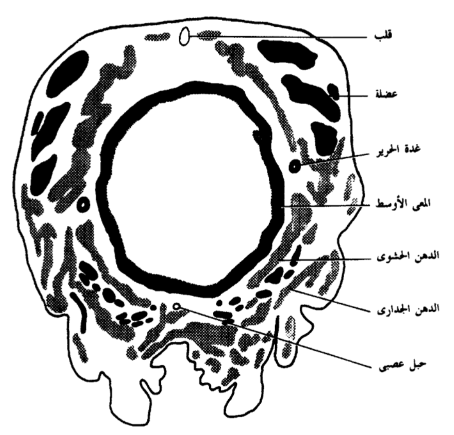
THE FAT BODY AND METABOLIC PROCESSES

يتكون الجسم الدهنى فى الحشرات من خلايا تشابه خلايا الدم ، وتتجمع الخلايا لتكون نسيج غير منتظم ومنتشر . ويقوم الجسم الدهنى بتخزين المواد الغذائية داخل الجسم كما يقوم فى بعض الحشرات بتخزين المواد الإخراجية . فى حشرات قليلة جدا يتحور الجسم الدهنى ليصبح كعضو منتج للضوء . وللجسم الدهنى أهمية عظمى كمركز يحدث به كثير من العمليات الأيضية .

يتضمن الأيض ، وفوق كل شيء ، الاستفادة من المواد الغذائية التى امتصت من القناة الهضمية ، وتمثيل هذه المواد إما إلى مواد جسمية أو اكسدتها لإنتاج الطاقة . وتعتبر المواد النشوية هى المصدر العام للطاقة فى الحشرات ، ولكن فى بعض الأنواع يمكن الاستفادة من الدهون فى إنتاج الطاقة أثناء الطيران . تتأكسد المادة النشوية فى سلسلة من الخطوات الصغيرة وبالتالى فإن الطاقة التى تتحرر يمكن الإحتفاظ بها فى روابط فوسفاتية عالية الطاقة . بهذا الشكل تصبح الطاقة متاحة داخل جسم الحشرة لكى تقود عمليات الأيض الأخرى وبالذات عمليات انتاج وتخليق المركبات وكمصدر للطاقة فى العضلات .

٣ — ١ الجسم الدهنى Fat body

يتكون الجسم الدهنى فى الحشرة من كتل مفككة أو مدمجة من خلايا ترتبط بغلاف غشائى معلق بحرية فى تجويف الهيمولمف ولذلك فانه يُغمر فى الهيمولمف . ترتب الخلايا فى خطوط أوصفوف غير منتظمة ،والترتيب هنا يكون ثابتا نسبيا بالنسبة للنوع الواحد من الحشرات . وغالبا ما توجد طبقة جدارية من الدهن تحت جدار الجسم مباشرة ، كما توجد طبقة حشوية تغلف القناة الهضمية (شكل ٣ — ١) .



شكل (٣ — ١) : قطاع عرضى فى يرقه أبى دقيق من جنس *Pieris* يبين توزيع الدهن .

٣ — ١ — ١ الخلايا المغذية

يتكون الجزء الأكبر من الجسم الدهنى من خلايا تسمى الخلايا المغذية ، ففى اليرقة الصغيرة،تحتوى هذه الخلايا على محتويات قليلة وأنوية مستديرة ولكن بمرور الوقت تظهر فجوات داخل هذه الخلايا وتمتلىء بمواد غذائية مخزنة كالجليكوجين أو الدهن أو البروتين . وتصبح النواة منضغطة وكثيفة ومستطيلة أو ذات شكل نجمى،وقد لاتظهر الحدود بين الخلايا بالرغم من أنها تصبح مرئية مرة أخرى عندما تنفذ هذه المحتويات الغذائية من الخلايا . وفى وقت حدوث التطور فى الحشرات كاملة التطور تظهر فى الخلايا المغذية حبيبات من مواد تشبه الألبيومين وتعتبر هذه الحبيبات كمنتجات لتخليق البروتين الدهنى ، ولكن نار وجورج (Nair & George) عام ١٩٦٤ يعتبرا هذه الحبيبات من المكونات الخلوية الناتجة عن تخليق الدهن .

تشبه الخلايا المغذية بعض خلايا الدم وقد توجد علاقة وثيقة بينهما .وهناك اعتقاد سائد أن خلايا الدم تدخل وتضاف إلى مكونات الجسم الدهنى . ففى الحشرات المائيةالتابعة لمتغايرات الأجنحة يزداد حجم الجسم الدهنى خلال فترة الحياة باحتوائه على خلايا الدم الدهنية الحرة Adipohaemocytes . أما فى حشرة *Aleyrodes* فإن خلايا الجسم الدهنى تسبح بحرية فى الهيموليمف وبذلك لا يوجد تحديد واضح بين خلايا الجسم الدهنى وخلايا الدم .

فى الخلايا المغذية يحدث تراكم للغذاء المخزون وعادة يشكل الدهن معظم المخزون الغذائى، ويخزن الدهن على أشكال مختلفة تعتمد على نوع الغذاء الذى تناولته الحشرة وعلى درجة حرارة التخليق . وتوجد عادة المادة النشوية فى الجسم الدهنى على هيئة نشا حيوانى (جليكوجين) وقد يوجد أيضا البروتين . وعادة لا يخزن البروتين بكمية محسوسة فى الحشرات الكاملة ولكنه يوجد فى الخلايا المغذية لشغالات نحل العسل أثناء الشتاء حيث تستخدمه فى انتاج الافرازات اللعابية التى تتغذى عليها اليرقات فى الربيع التالى .

يزداد المخزون الغذائى عادة خلال فترة حياة اليرقة وخاصة فى الحشرات كاملة التطور، فقد وجد أن اليرقة التامة النمولنحلة العسل تحتوى على جسم دهنى يشكل ٣٣٪ من الوزن الجاف للجسم .

يلعب الغذاء المخزون دورا هاما وحيويا في الحشرة أثناء فترات عدم تناولها للطعام سواء أكانت فترات طويلةأو قصيرة . وأثناء الطيران الطويل يعتبر المخزون الغذائى فى الجسم الدهنى المصدر الرئيسى للطاقة ، وهناك حقيقة عامة مفادها أن الحشرة تقدر على القيام بالطيران عندمايكتمل المخزون الغذائى فى الجسم الدهنى . كما تستطيع الحشرات الكامنة أو الساكنة أن تعيش بفضل هذا المخزون الغذائى الذى يتركز ويتراكم بكمية كبيرة قبل دخول الحشرة فى دور السكون . فمثلا تقوم بعوضة الكيولكس ببناء مخزون غذائى كبير فى الخريف وبالتالى فإنه مع بداية الشتاءيشكل الجسم الدهنى حوالى ٣٠٪ من وزن الجسم الرطب . ومع نهاية الشتاء ينفد هذا المخزون بدرجة كبيرة من الجسم الدهنى حتى أن هذا الجسم الدهنى يشكل حوالى ٦٪ فقط من الوزن الرطب لجسم البعوضة .

يستخدم المخزون الغذائى فى يرقات الحشرات كاملة التطور أثناء عملية تطور الحشرة عندما تقوم الحشرات الكاملة ببناء أنسجة جديدة . ويختلف مصير الجسم الدهنى فى هذه الفترة . وعموما تكون خلايا الجسم الدهنى حية ولكن فى الحشرات التابعة لرتبة غشائية الأجنحة وبعض الحشرات التابعة لرتبة ثنائية الأجنحة تتحلل هذه الخلايا غالبا . ويعاد بناء الجسم الدهنى بعد ذلك في الحشرة الكاملة من الخلايا القليلة المتبقية من اليرقة أو من النسيج الجنينى . ويعتمد إنتاج البيض أيضا على المخزون الغذائى فى الجسم الدهنى وبالذات فى الحشرات التى لاتتناول طعاما في طور الحشرة الكاملة وهنا يكون الجسم الدهنى أكثر وضوحاونموا فى الأنثى عنه فى الذكر .

٣ - ١ - ٢ خلايا اليورات

تنتشر خلايا اليورات بين الخلايا المغذية فى الجسم الدهنى لكثير من الحشرات مثل الكولمبولا والصرصور الشرق وبعض اليرقات، وفى هذه الخلايا يتراكم حمض اليوريك . ويلاحظ أنه فى هذه الحشرات تغيب أنابيب ملبيجى أو أنها توجد ولكن لاتقوم باخراج حمض اليوريك وهنا تعتبر عملية تراكم هذا الحمض فى خلايا اليورات صورة من صور الاخراج يطلق عليها الاخراج التخزينى . فى بعض الحشرات الأخرى مثل يرقات حرشفية الأجنحة ، والتى فيها تؤدى أنابيب ملبيجى وظيفتها الاخراجية على الوجه الأمثل ، يلاحظ وجود تراكمات لحمض اليوريك فى بعض الخلايا المغذية أثناء الأعمار اليرقية المختلفة، ثم تمر إلى أنابيب ملبيجى عند دخولها فى طور العذراء . ومن المحتمل أن تكون هذه التراكمات هى المنتجات النهائية للعمليات الأيضية فى الخلايا الفردية ولاتوجد أدلة تشير إلى أن هذه الخلايا تعتبر مخازن يحدث بها تراكم للمنتجات الأتية من أجزاء أخرى فى الجسم .

من الممكن أن يخزن حمض اليوريك فى خلايا اليورات كحفظ للتروجين الذى يستعمل فى أنتاج أعضاء جديدة أو أنه بعد إختزال حمض اليوريك الى هيبواكسانثين يصبح متاحا للأمداد بمركبات البيورينات مثل الأدنين اللازم لتخليق البروتين النووى ولكن الأنزيمات اللازمة لاتمام هذه التفاعلات غيرمعروفة فى الحشرات (كيلبى **Kilby** عام ١٩٦٣) .

OH, N, C, CH, HO, H, NH₂, HC

أدنين — هيبو اكسانثين — حمض اليوريك

٣ ــ ١ ــ ٣ الخلايا الفطرية

الخلايا الفطرية هى الخلايا التى تحتوى على الكائنات الحية الدقيقة . فى كثير من الحشرات مثل الصراصير تنتشرهذه الخلايا خلال الجسم الدهنى وتقوم هذه الكائنات بتخليق عناصر غذائية . ففى حشرة ***Blaberus*** (على الأقل) لاتختلف الخلايا الفطرية فى التركيب عن الخلايا المغذية العادية وكل فرد من أفراد البكتريا الموجودة يغلف بغشاء (وولكر Walker عام ١٩٦٥) .

٣ ــ ١ ــ ٤ الخلايا القصبية

فى يرقات نغف معدة الخيل (من ثنائية الأجنحة التى تتطفل يرقاتها على تجاويف الحيوانات الثدييه أو أنسجتها) ***Gastrophilus*** توجد الخلايا القصبية التى تتميز بأن لها أعداد من القصيبات الهوائية المنتشرة داخل الخلايا .

والخلايا القصبية كبيرة جدا حيث يصل قطر الخلية ما بين ٣٤٠ إلى ٤٠٠ ميكرون وهذه ا لخلايا غالبا ما تملأ الثلث الخلفى من الجسم الدهنى (أنظر شكل ٣ ــ ١) . تقضى يرقة ***Gastrophilus*** جزء من حياتها مرتبطة بجدار معدة الحصان وخلال هذه الفترة تحتوى على الهيموجلوبين . فى البداية ينتشر الهيموجلوبين خلال الجسم الدهنى للحشرة ولكن بعد ذلك يصبح مركزا فى الخلايا القصبية التى يمكن تمييزها عن الخلايا المغذية النموزجية . وتُظهر هذه الخلايا مع الهيموجلوبين قدرة اليرقة على الاستخدام الأمثل للهواء المتقطع الذى يصلها مثل فقاقيع الغاز فى طعام الحصان (كيلين ، وانغ **Keilin & Wang** عام ١٩٤٦) .

٣ ــ ١ ــ ٥ الخلايا الأخرى

فى ملكة النمل الأبيض ، يختلف الجسم الدهنى من الناحيتين التركيبية والكيماوية عن الجسم الدهنى فى باقى أفراد المستعمرة بما فيها اليرقات . ويحدث هذا الاختلاف فى التركيب عن نظيرة فى اليرقة فى حشرة ***Kalotermes*** عندما

تغذى الملكة فى البداية بواسطة أعضاء المستعمرة الآخرين ، وهنا تظهر خلايا متخصصة Grass'e & Gharagozlou 1963, 1964) . ويحتوى الجسم الدهنى للملكة على قليل من الجليكوجين أو الدهن ومن المحتمل أن يتخصص فى تخليق البروتين . ويظل ذلك فى وجود المستوى العالى من الأفرازات التى تتغذى عليها الملكة بواسطة أعضاء المستعمرة الأخرين وفى وجود الكميات الكبيرة من البروتين التى تحتاجها الملكة لانتاج أعداد هائلة من البيض .

يتراكم الكالسيوم فى الجسم الدهنى لليرقات آكلة النباتات الغضة من رتبة ثنائية الأجنحة على هيئة كريات كالسيومية Calcospherites .

٣ ــ ٢ التلألؤ (إنبعاث الضوء) Luminescence

يظهر عدد من الحشرات بمظهر متلألىء ، ولكن فى حالات كثيرة يرجع التلألؤ إلى البكتريا . ويحدث التلألؤ الذاتى (دون دخل للبكتريا فى ذلك) فى قليل من حشرات الكولمبولا مثل *Onychiurus armatus* وفى حشرة *Fulgora lanternaria* (من رتبة متجانسة الأجنحة) وفى قليل من اليرقات التابعة لرتبة ثنائية الأجنحة من عائلتى Platyuridae ، Bolitophilidae وفى عدد كبير نسبيا من الحشرات التابعة لرتبة غمدية الأجنحة من عائلات Lampyridae ، Elateridae ، Phengodidae . فى هذه العائلات يحدث التلألؤ فى كلا الجنسين أو قد يحدد فى الأنثى ، وقد يحدث أيضا فى اليرقات .

توجد الأعضاء المنتجة للضوء فى أجزاء مختلفة من الجسم . فينبعث من جميع أجزاء جسم حشرة *Onychiurus* وهج ، ولكن فى معظم الخنافس تكون أعضاء الضوء مندمجة نسبيا ومنضمة مع بعضها ، وتوجد عادة على السطح البطنى لمنطقة بطن الحشرة . فى ذكور حشرة *Photuris* (من رتبة غمدية الأجنحة) يوجد زوج من أعضاء الضوء فى المنطقة البطنية لكل من الحلقتين السادسة والسابعة البطنية . أما فى الاناث فتكون هذه الأعضاء أصغر وعادة توجد على حلقة واحدة فقط .

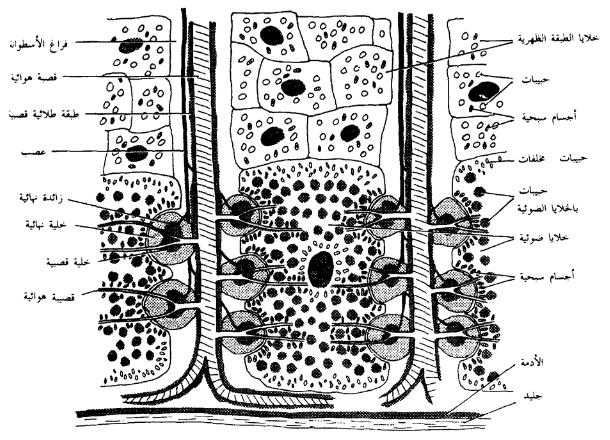
يوجد باليرقات زوج من أعضاء الضوء الصغيرة على الحلقة البطنية الثامنة ولكن تختفى هذه الأعضاء أثناء التحول عند تكوين أعضاء الحشرة الكاملة .

أما فى حشرة *Fulgora* فيوجد عضو الضوء فى الرأس . تشتق أعضاء الضوء عموما من الجسم الدهنى أما فى حشرة *Bolitophila* (من رتبة ثنائية الأجنحة) فتتكون هذه الأعضاء من النهايات البعيدة المتطاولة لأنابيب ملبيجى .

٣ ــ ٢ ــ ١ تركيب العضو المنتج للضوء

درس سميث (Smith عام ١٩٨٣) بالتفصيل تركيب عضو الضوء فى حشرة Photuris والوصف التالى يعتمد أساسا على هذه الدراسة . يتكون كل عضو ضوئى من عدد من الخلايا الكبيرة تسمى الخلايا الضوئية (Photocytes) التى تقع تحت خلايا البشرة مباشرة وتحد من الخلف بعدة طبقات من خلايا تسمى خلايا الطبقة الظهرية (شكل ٣ ــ ٢) ، أما الجليد الذى يكسو عضو الضوء فيكون شفافا . وتترتب الخلايا الضوئية لتشكل

اسطوانات تمتد عند الزوايا القائمة للجليد ، ويمتد فى كل اسطوانة قصبات هوائية وأعصاب . تتفرع كل قصبة هوائية إلى عدة أفرع عند الزوايا القائمة وعندما تدخل هذه الأفرع منطقة الخلايا الضوئية فإنها تعطى عددا من القصيبات التى تسير بين الخلايا الضوئية موازية للجليد . وتتباعد القصيبات عن بعضها بمسافة تتراوح ما بين ١٠ إلى ١٥ ميكرون بين الواحدة والأخرى ، وحيث أن سمك الخلايا الضوئية حوالى ١٠ ميكرون فإن طريق الانتشار للأكسجين يكون قصيرا . وينحصر منشأ القصيبات الهوائية فى خلية نهائية قصبية كبيرة فى الغشاء الداخلى . وفى بعض أنواع الحشرات تكون الخلايا النهائية غير ناميه بدرجة كافية .



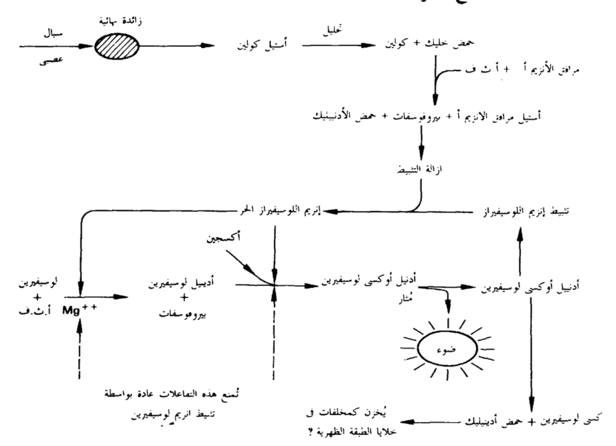
شكل (٣ ــ ٢):قطاع تخطيطى خلال جزء من عضو الضوء فى حشرة *Photuris* . تمر القصيبات الهوائية بين الخلايا الضوئية ولكنها لا تدخل فى الخلايا (عن سميث Smith عام ١٩٦٣) .

تدخل الأعصاب نهاية الخلية الضوئية الاسطوانية كزوائد نهائية بين الأغشية البلازمية للخلية النهائية والخلية القصبية والتى منها تخرج القصيبات . يوجد نوعان من الحويصلات فى الزائدة النهائية ، الحويصلة الكبيرة ويبلغ بعدها من جانب إلى الآخر حوالى ١٠٠٠ أنجستروم وتشبة القطرات الصغيرة للخلايا العصبية الإفرازية ، والحويصلة الصغيرة ويبلغ بعدها من جانب إلى الآخر حوالى ٢٠٠ ــ ٤٠٠ أنجستروم وتشبه تماما الحويصلات الموجودة فى المناطق قبل التشابكية Presynaptic وتحتوى على الأستيل كولين .

تحتوى الخلايا الضوئية على حبيبات ، وكل واحدة تحتوى على تجويف يرتبط مع السيتوبلازم بواسطة عنق ، يفترض البعض أن مواد التفاعل الخاصة بإنتاج الضوء توجد فى هذه الحبيبات . توجد أيضا حبيبات أصغر من لناحية الظهرية والناحية البطنية . تنتشر الجسيمات الكوندرية (الميتوكوندريا) بدرجة غير كثيفة ماعدا عندما تجاور الخلية الخلايا النهائية والقصيبات . تحتوى خلايا الطبقة الظهرية على حبيبات أيضا وتعتبر عموما كحبيبات يورات ، ويُعتقد أن اللوسيفيرين الأكسجينى (Oxyluciferin) الخاص بإنتاج الضوء يخزن فى هذه الحبيبات .

فى حشرة *Photinus* (من رتبة غمدية الأجنحة) يوجد مصدرين للضوء ويحتوى كلاهما على حوالى ١٥٠٠٠ خلية ضوئية ويشكلوا حوالى ٦٠٠٠ أسطوانة بكل واحدة من ٨٠ إلى ١٠٠ خليه نهائية .

٣ ــ ٢ ــ ٢ آلية انتاج الضوء



مخطط يبين التفاعلات الخاصة بإنتاج الضوء

(أ. ث. ف.= أدينوزين ثلاثى الفوسفات)

ينتج الضوء أساسا بواسطة أكسدة اللوسيفيرين فى وجود انزيم اللوسيفيراز . فى البداية يتم تنشيط اللوسيفيرين بواسطة مركب أدينوزين ثلاثى الفوسفات (أ.ث.ف) فى وجود أيونات الماغنسيوم وانزيم اللوسيفيراز لينتج مركب أدنيل لوسيفيرين . ويتأكسد هذا المركب بواسطة مركب البيروكسيد العضوى فى وجود إنزيم اللوسيفيراز

مرة أخرى لينتج ما يسمى باسم أدنيل أوكسى لوسيفيرين المُثّار الذى ينحل تلقائيا إلى أدنيل أوكسى لوسيفيرين ذو الطاقة المنخفضة مع انتاج الضوء . ويمكن الحصول على الطاقة اللازمة لهذا التفاعل مباشرة من عملية الأكسدة وليس من مركب أدينوزين ثلاثى الفوسفات . ويعتبر التفاعل ذو كفاءة عالية حيث تتحرر حوالى ٩٨٪ من الطاقة على هيئة ضوء . يثبط أدنيل أوكسى لوسيفيرين ذو الطاقة المنخفضة التفاعل التالى وربما يتم ذلك بأنه يصبح مرتبط بانزيم لوسيفيراز . ويزيل البيروفوسفات هذا التثبيط . ويرى بعض الباحثين أنه عند تنبيه عضو الضوء بواسطة عصب ، يتحرر الاستيل كولين عند النهاية العصبية ويتفاعل الاستيل كولين مع أدينوزين ثلاثى الفوسفات ومرافق الانزيم أ لينتج البيروفوسفات الذى يصب فى حبيبات الخلية الضوئية وينبه انتاج الضوء عن طريق اذالة تثبيط انزيم اللوسيفيراز . أثناء التفاعل فى الخلية الضوئية تتحرر كمية أكبر من البيروفوسفات التى تنتشر فى الخلية لتطيل من فترة ا لتفاعل (Gilmour ، *1961* و Mc Elroy *1965*) .

٣ ــ ٢ ــ ٣ لون الضوء الناتج

فى كثير من الحشرات يكون الضوء المنبعث من أعضاء الضوء ذو لون أخضر مصفر ويمتد شريط ضيق من أطوال موجه تتراوح ما بين ٥٢٠ إلى ٦٥٠ ملليميكرون فى حشرتى ***Lampyris*** ، ***Photinus*** (من رتبة غمدية الأجنحة) . ويكون الضوء ذو لون أخضر مائل للزرقة فى حشرة ***Bolitophila*** وأبيض فى حشرة ***Fulgora*** . فى يرقات وإناث الحشرات الكاملة ***Phrixothrix*** (من غمدية الأجنحة) يوجد ١١ زوجا من أعضاء الضوء الأخضر على الصدر والبطن وزوج واحد من أعضاء الضوء الأحمر على الرأس .

٣ ــ ٢ ــ ٤ التحكم فى إنتاج الضوء

تتغذى أعضاء الضوء فى حشرة ***Photuris*** عصبيا من العقدتين العصبيتين البطنيتين الاخيرتين . تمتد المحاور العصبية (التى تؤثر عبر الخلايا النهائية) إلى أجزاء صغيرة من كل عضو وهذه الوحدات يتم تنبيهها لانتاج الضوء دون أى أعتماد على ما إذا كان هذا العضو فى حالة راحة أم لا . توجد فترة تأخير طويلة بين وقت حدوث تنبيه للعصب ووقت إنتاج الضوء ويقترح البعض أن فترة التأخير هذه ترجع إلى الانتشار الكيماوى لمسافة معينة قبل أن تبدأ انتاج الضوء . ومن الممكن أن وصول السيال العصبى عند النهاية العصبية يؤدى إلى تحرير الأستيل كولين الذى ينتشر بعد ذلك للخارج ليبدأ التفاعل فى الخلايا الضوئية . والوهج الضوئى الناتج من كل وحدة يكون قصيرا جدا ولكن كل الوحدات لا تعمل مع بعضها فى آن واحد ، وبالتالى فإن العضو بأكمله ينتج وهجا ضوئيا طويلا نسبيا (كارلسون Carlson عام ١٩٦٩ ــ علم وظائف أعضاء الحشرات المتقدم الجزء السادس) .

فى حشرة ***Photinus*** تستغرق الوهجة الضوئية من العضو كله مئات قليلة من المللى ثانية . والوهج الضوئى يتلو الواحد الآخر على فترات زمنية منتظمة ، ولكن فى بعض يرقات الحشرات وفى حشرتى ***Platyura Lampyris*** (من رتبة ثنائية الأجنحة) ينبعث الضوء كوهج طويل البقاء . وفى هذه الحشرات تكون الخلايا النهائية أقل نموا من تلك التى فى حشرة ***Photonus*** ويتم التحكم فى آلية انتاج الضوء بطريقة مختلفة .

٣ ــ ٢ ــ ٥ إنتاج الضوء فى الحقل

فى معظم الحشرات يكون لانتاج الضوء أهمية جنسية ، حيث تنتج ذكور حشرة ***Photinus*** وهج ضوئى على فترات تقدر بحوالى ٥,٨ ثانية بين الوهجة والأخرى وذلك أثناء طيرانها على ارتفاع ٥٠ سنتيمتر من سطح

الأرض ، وتقيم الاناث على سطح مرتفع مناسب فإذا ما وصل اليها الوهج المنبعث من الذكور من مسافة حوالى مترين فإن الاناث تستجيب بانبعاث وهج ضوئى منها . وقد لوحظ وجود تأخير حوالى ٢ ثانية بين الهج الضوئى للذكور والاناث ، وقد وجد أن طول فترة التأخير تكون صفة مميزة لنوع الحشرة وينجذب الذكر إلى وهج الأنثى وبتتابع التوهج يحط الذكر على الأنثى . وبالنسبة لحشرة *Lampyris* فإن الوهج المستمر من الانثى يعمل على جذب الذكر .

تقوم يرقة حشرة *Bolitophila* بغزل شبكة من خيوط حريرية جيلاتينية ومن الممكن أن الضوء المنبعث من هذه اليرقة يعمل كَشَرَك لجذب الحشرات التى تقع فى هذه الشبكة فتأكلها اليرقة .

٣ ــ ٣ الأيض التنفسي Respiratory metabolism

عادة يمكن الحصول على الطاقة من اكسدة المادة النشوية كالأتى

$$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \rightarrow 6CO_2 + 6H_2O + \text{طاقة}$$

ولكن هذا التفاعل لايتم فى خطوة واحدة على درجات حرارة الجسم العادية ، بل يحدث فى سلسلة من الخطوات القصيرة . وتُسهَّل كل خطوة بواسطة مادة مُحَفِّزه خاصة أو أنزيم . وبهذه الطريقة يمكن حفظ وصيانة معظم الطاقة الحرة أما إذا كان التحلل مباشرا فإن معظم هذه الطاقة تتبدد على هيئة سخونة .

الجزء الأول من هذا التحلل يكون لاهوائيا ويعرف باسم عملية تحلل الجليكوجين Glycolysis الذى يتم فى السيتوبلازم بعيدا عن الجسيمات الكوندرية . وعادة يؤدى تحلل الجليكوجين إلى تكوين البيروفات التى يتم اكسدتها من خلال الجسيمات الكوندرية بواسطة انزيمات دورة حمض الستريك (تسمى هذه الدورة أيضاباسم دورة حمض الكربوكسيلك الثلاثى Tricarboxylic أو دورة كربس krebs) (أنظر الشكل التخطيطى الذى يوضح عملية تحلل الجليكوجين بعد ذلك بقليل) . أما الطاقة المتحررة فى هذه التفاعلات فإنها تُحفظ فى جهاز الأوكسيداز النهائى المتضمن السيتوكرومات .

فى عضلات طيران الحشرات ، يوجد اقتراح أن الطريق العادى هو دورة قصيرة تنطلق منها الطاقة اكثر سرعة لتقابل أحتياجات العضلات .ويكون النظام الأنزيمى مثل ذلك الذى يحدث فى تحلل الجليكوجين حيث ينتج الفا جليسروفوسفات بالاضافة إلى البيروفات الذى يتأكسد بعد ذلك مع النقل المباشر للطاقة إلى جهاز السيتوكروم بهذه الطريقة تأخذ دورة حمض الستريك بأكملها طريق جانبى .

بعض البحوث الأخرى ترى أن الفا جليسروفوسفات قد لاتكون له أهمية اكثر من البيروفات فى تزويد عضلات الطيران بالطاقة ويعتمد انتاج البروفات على تزويد التفاعل بمستقبل أيدروجينى مناسب ومن أهم هذه المستقبلات نيكوتين أميد ــ أدينين ثنائى النيوكليتيد (ن . أ . ث أو NAD) ويسمى هذا المركب أيضا ثنائى فوسفوبيريدين نيوكليتيد (ث . ف . ن أو DPN) ويعتمد استخدام هذا المركب على اعادة تجديده من الشكل المختزل المحتوى على الايدروجين (ن . أ . ث ــ يد٢ $NADH_2$) ويحدث ذلك خلال تكوين الفا جليسروفوسفات من ثنائى

ايدروكسى استيون فوسفات . وقد ترجع أهمية الفا حليسروفوسفات فى ذلك ، فضلا على أهميته فى النقل المباشر للطاقة إلى النظام السيتوكرومى (أنظر تشيفوركا Chefurka عام ١٩٦٥ — ج) .

٣ — ٣ — ١ مصادر الطاقة

من المحتمل أن تشكل المواد النشوية (مثل الجلوكوز والجليكوجين) المواد الاساسية للأكسدة ولكن دورة البتوز تمهد الطريق للتحول الوسطى للسكريات المتكونة من أعداد مختلفة من ذرات الكربون وتجعل من الممكن حدوث الأيض التأكسدى لمعظم المواد النشوية .(جلمور Gilmour عام ١٩٦١ ، تشيفوركا Chefurka عام ١٩٦٥ — أ) .

تعمل أيضا دورة حمض الستريك كطريق للأكسدة النهائية للدهون التى تستخدم فى انتاج الطاقة عند طيران بعض الحشرات . والناتج النهائى لتحلل الأحماض الدهنية هو أستيل مرافق الانزيم أ الذى يمكن أن يدخل دورة حمض الستريك .

وينتج عن نزع مجاميع الأمين من الأحماض الأمينية Deamination الى ظهور مركبات وسطية فى دورة حمض الستريك وهذه المركبات يمكن أن تعتبر مصدرا للطاقة أيضا . ففى الجسم الدهنى للجراد الصحراوى يتحول الجلوتامات الى ألفا كيتوجلوتارات وهو أحد المركبات الوسطية فى دورة حمض الستريك كما فى المعادلة التالية .

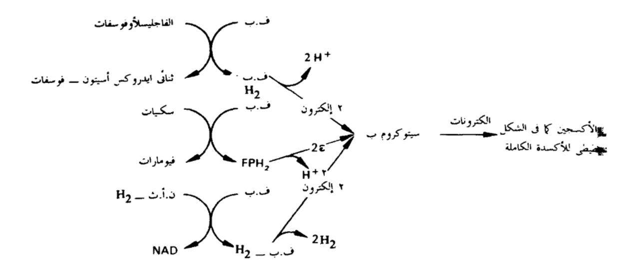
جلوتامات + H_2O + ن. أ ث ← كيتوجلوتارات + NH_3 + ن . أ . ث — H_2

(مستقبل ايدروجينى) (مستقبل ايدروجينى مختزل)

٣ — ٣ — ٢ تحرير الطاقة المحفوظة

قبل أن تدخل السكريات فى تفاعلات أيضية يتم فسفرتها بإضافة مجموعة فوسفات لها ، وتتضمن اكسدة هذه السكريات بعد ذلك اذالة أيدروجين منها Dehydrogenation وينتج عن ذلك تغيرات تركيبية فى جزىء السكر يصاحبها اعادة توزيع الطاقة الداخلية فى النظام وبالتالى فمعظمها يتركز فى رابطة تربط الفوسفات الاساسى لباق النظام . وبهذه الطريقة تتكون رابطة غنية بالطاقة . أما عند عملية ازالة الفسفرة تنتقل الرابطة الغنية بالطاقة لجزىء ادينوزين ثنائى الفوسفات (أ — ٢ — ف أو ADP)وتحوله إلى أدينوزين ثلاثى الفوسفات (أ — ٣ — ف أو ATP) (أنظر بالدوين Baldwin عام ١٩٤٩) .

بعد نزع الايدروجين فى عملية إزالة الأيدروجين لا ينقل مباشرة إلى الأكسجين ولكنه يمر إلى بعض مستقبلات الايدروجين الأخرى وهى عادة ن.أ.ث. وعندما يستقبل الايدروجين فإنه يصبح فى الصورة المختزلة (ن.أ.ث — H_2) . وهذا المركب يمرر الأيدروجين إلى الفلافوبروتينات (ف.ب) الذى يصبح مختزلا (ف.ب — H_2) . ويمكن لمركب الفاجليسروفوسفات (المتكون فى عملية التحلل الجليكوجينى) والسكسينات (المتكونة فى دورة حمض الستريك) أن ينقلا الايدروجين مباشرة . تمر الالكترونات من الفلافوبروتينات إلى نظام السيتوكروم وتتحرر أيونات الأيدروجين فى المحلول . تحتوى السيتوكرومات على ذرة حديد مركزية القادرة على الأكسدة العكسية والأختزال بنزع أو إضافة الكترونات .



تحتوى السيتوكرومات على ذرة حديد مركزية القادرة على الأكسدة العكسية والأختزال بنزع أو اصابة الكترونات .

أيونات الحديديك + الكترون ← أيونات الحديدوز

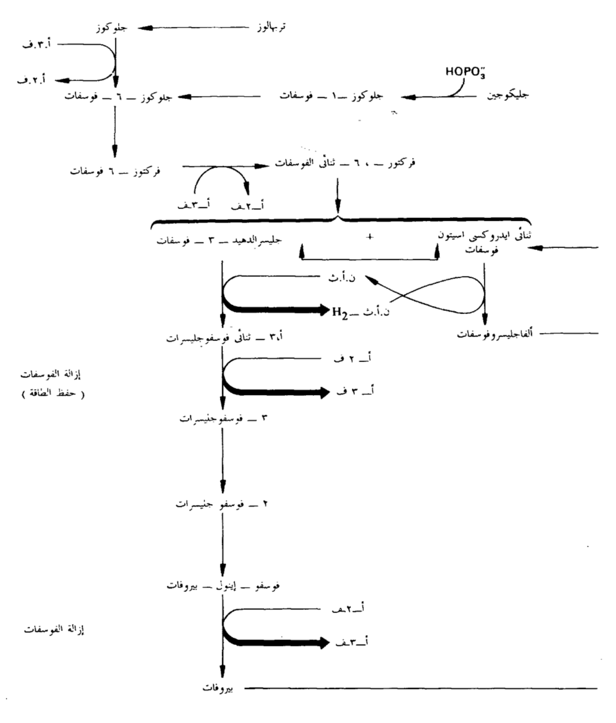
$$Fe^{++} \leftarrow e^- + Fe^{+++}$$

وبالتالى فإنه عند نقل الالكترونات من الفلافوبروتين إلى سيتوكروم ب (الأول فى السلسلة) يصبح التفاعل الاتى .

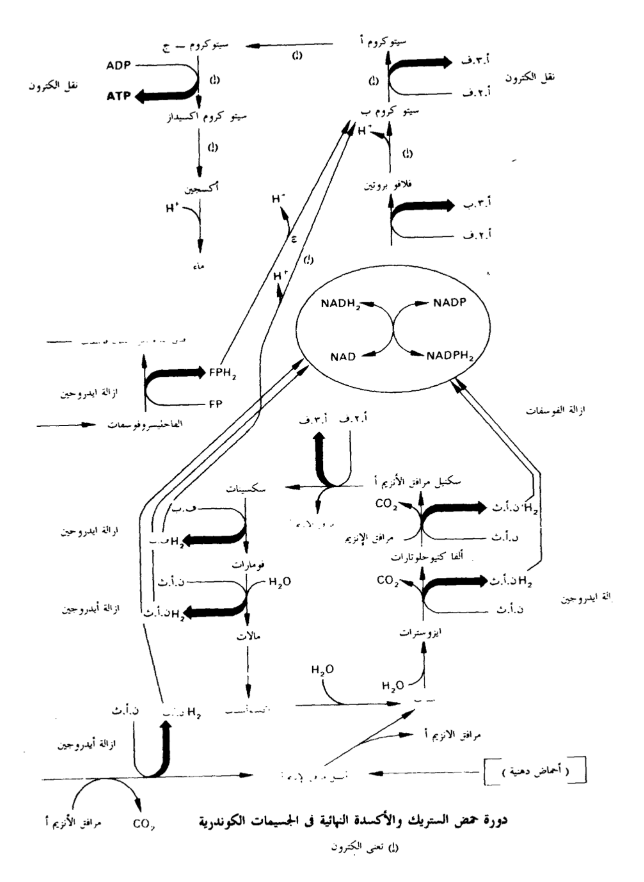
ف.ب ــ H_2 + أيونات حديديك ← ف.ب+ ٢ أيونات حديدوز + $2H^+$

تترتب السيتوكرومات المختلفة فى سلسلة من الجهود التصاعدية ؛ من ــ ار، فولت عند الفلافوبروتين إلى + ٨ر، فولت عند الاكسجين . وهنا يمكن أن يقال أن كل مرحلة تكون المادة مؤكسدة أقوى من المادة السابقة . وهذا يعنى مثلا أن سيتوكروم أ يقبل الكترونات وباستعداد أكبر من السيتوكروم ج بينما يعتبر السيتوكروم الأخير أقوى كمادة مختزلة ويعطى الكتروناته بقوة . وهنا يحدث تدفق هادىء للالكترونات من الفلافوبروتين إلى الأكسجين ، والنقل النهائى من سيتوكروم أ إلى الأكسجين يتم تحفيزه بالسيتوكروم أكسيداز .

فى بعض أنسجة الحشرات يوجد سيتوكروم يسمى سيتوكروم به الذى يوجد خارج الجسيمات الكوندرية وهو يختلف عن باقى السيتوكرومات) ومن المحتمل أن تكون الخطوة الأولى فى نقل الالكترون من الفلافوبروتين ب سيتوكروم به . وتتابع مرور الالكترونات من الفلافو بروتين إلى سيتوكروم به هو الاكسيداز النهائى لمقارنة بالسيتو كروم اكسيداز (جلمور عام ١٩٦١) . ويوجد هذا السيتو كروم فى العضلات أثناء نموها بينما يغيب ، العضلات المكتملة النمو مما يوحى أنه قد يرتبط بتخليق البروتين (أنظر تشيفوركا Chefurka عام ١٩٦ ــ ج) .



عملية تحليل الجليكوجين التى تحدث فى السيتوبلازم



دورة حمض الستريك والأكسدة النهائية فى الجسيمات الكوندرية

(إ) تعنى الكترون

بارتفاع حالة الأكسدة ، تنطلق طاقة حرة التى تعمل على انتاج رابطة عالية الطاقة مرتبطة بالفوسفات الموجودة فى أ.٢.ف لينتج أ.٣.ف . ويخزن الجزء الأكبر من الطاقة الناتجة من هذا التفاعل فى هذه المرحلة . ولكن يمكن لبعض أ.٣.ف أن تتكون من عملية تحلل الجليكوجين ومن دورة حمض الستريك . فى كل الحالات تنتج عملية أكسدة جزىء واحد من الجلوكوز زيادة صافية مقدارها ٣٨ من ر وابط الطاقة المصاحبة لمركب أ.٣.ف . و هذا المركب الأخير هو المصدر الوحيد المعروف للطاقة الذى يمكن الاستفادة منه فى العمليات الحيوية فى الحيوان ، ولكن تختص باقى الفوسفات النيوكليتيدية بحفظ الطاقة مثل مركبات إينوزين ثلاثى الفوسفات ، جوانوزين ثلاثى الفوسفات ، يوريدين ثلاثى الفوسفات . سيتيدين ثلاثى الفوسفات عموما يتم انتاج الطاقة عند الاحتياج إليها وقليل منها يمكن تخزينه فى شكل متاح ومباشر . بعض الطاقة يمكن تخزينها فى أ.٣.ف ، ولكن تزويد المركب الأخير بالطاقة يكون محدودا لأن أ.٢.ف يعتبر ضروريا لنقل الطاقة ولذلك يجب أن يعاد دوران كل من أ.٢.ف ، أ.٣.ف . ويزداد تخزين الطاقة بنقل الروابط عالية الطاقة إلى الفوسفاجينات (مثل الأرجنين فى الحشرات) بالرغم من وجودها بتركيزات قليلة . والطاقة المخزنة فى الأرجنين فوسفات لا تعتبر متاحة مباشرة ولكنها يمكن أن تُنقل بسرعة إلى أ.٢.ف .

أرجنين فوسفات + أ.٢.ف $\rightleftharpoons$ أ.٣.ف + أرجنين .

٣ ــ ٣ ــ ٣ الاستفادة من الطاقة

يمكن الاستفادة من الطاقة المحفوظة خلال عمليات التنفس فى النشاط العضلى والتخليق البيولوجى والآليات النشطة الأخرى فى الخلية . ومن المحتمل أن تحتوى جميع خلايا الجسم على انزيم ادينوزين ثلاثى الفوسفاتاز (أ.٣.فاز) الذى يحلل أ.٣.ف بنزع مجموعة الفوسفات ورابطتها الغنية بالطاقة وقد تُنقل مجموعة الفوسفات إلى جزئيات المستقبل المختلفة حيث تفسفرها .

ويكون تأثير عملية الفسفرة هو تنشيط جزئيات المستقبل حيث تكون هذه الجزئيات مستعدة لكى تلعب دورا فى التفاعلات ، فمثلا يتم تنشيط الجلوكوز بتحويله إلى جلوكوز ــ ٦ ــ فوسفات .

جلوكوز + أ.٣.ف ← جلوكوز ــ٦ ــ فوسفات + أ.٢.ف

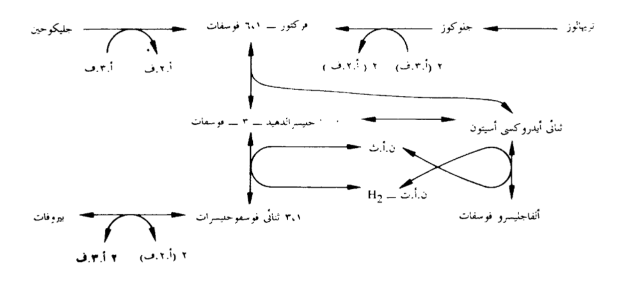
وتعمل الطاقة على حدوث الامتصاص النشط للجلوكوز بواسطة الخلايا فى الإتجاه المضاد لتركيزات المواد .

فى الحشرات التابعة لرتبتى الرعاشات ومستقيمة الأجنحة تتحرر مجموعتان من الفوسفات (كل واحدة مع رابطة عالية الطاقة) من مركب أ.٣.ف وتعرف الانزيمات المسؤولة عن ذلك باسم مجموعة انزيمات الأبيراز . ويعتمد نشاط هذه الانزيمات على درجة الحرارة التى تعكس تحديد نشاط الحشرة ، حيث يزداد النشاط أثناء الطيران بالذات عند الارتفاع النسبى لدرجة الحرارة . تكون لويفات عضلات الطيران فى الحشرات التابعة لرتبتى ثنائية وغشائية الأجنحة أكثر تخصصا مع إنزيم أ.٣.فاز القادر على نزع مجموعة واحدة من الفوسفات من مركب أ.٣.ف .

٣ ــ ٤ التنفس اللاهوائى

تزداد كفاءة إمداد الأنسجة بالأكسجين عن طريق القصبات الهوائية حتى عند الطيران عندما تكون عمليات كسدة نشطة جدا . وهذا الإمداد فى العادة يخفظ معدل حدوث عملية نزع الايدروجين من مادة التفاعل ونقل لكترونات إلى السيتوبلازم ولذلك فإنه من غير العادى الا تستكمل عملية الاكسدة ، ولكن قد تحدث فى بعض حيان عملية تنفس لا هوائى أثناء الطيران ويمكن للحشرة أن تحيى لفترات طويلة تحت الظروف اللاهوائية .

فى التنفس اللاهوائى لا تتواصل عملية تحلل مادة التفاعل سوى عملية تحلل الجليكوجين . وفى الفقاريات تختزل يروفات (الناتج النهائى لتحلل الجليكوجين) إلى لاكتات . فى عضلة طيران الحشرة تنتج كمية قليلة جدا من لاكتات بسبب وجود انزيم لاكتيك ديهيدروجيناز (الإنزيم الذى يحفز انتاج اللاكتات من البيروفات) بتركيز نخفض . وبالتالى فإن النواتج النهائية الأساسية لتحلل الجليكوجين هى البيروفات وألفاجليسروفوسفات النهائية ساسية لتحلل الجليكوجين هى البيرفات والفاجليسروفوسفات ويكونا تقريبا بكميات مستاوية إلى حد ما .

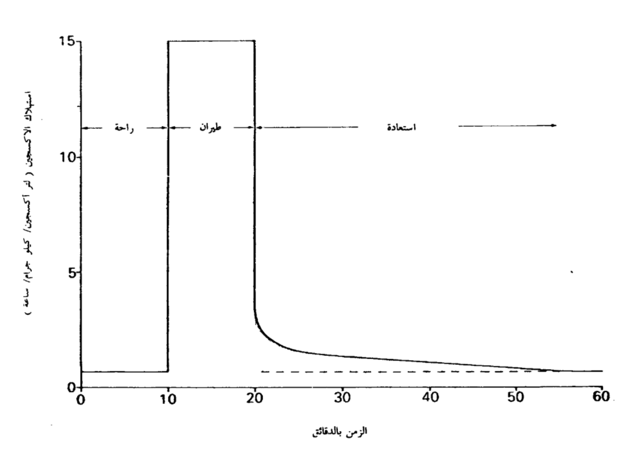


عملية تحليل الجليكوجين التى تحدث فى السيتوبلازم

عند بداية التفاعل بالجليكوجين (كمادة منتجة للطاقة) ينتج عن تحلل هذه المادة جزيئين من أ.٣.ف لكل ىء جلوكوز مستعمل . ولكن عند البدء بالتريهالوز أو الجلوكوز فإنهما يحتاجان إلى طاقة من أ.٣.ف فى عملية سفرة الأولية وبالتالى لا يوجد زيادة صافية فى أ.٣.ف . (أنظر الشكل التخطيطى السابق) . مما تقدم يظهر أن يل الجليكوجين فى عضلات الطيران لا يكون كفء بالمقارنة بمثل هذه العملية فى الفقاريات . وبالتالى فإن ىلك الفاجليسروفوسفات فى التنفس الهوائى لعضلات الطيران ذو أهمية كبيرة تفوق عملية تحليل الجليكوجين التى ج عنها عدم الكفاءة .

يوجد بالأنسجة الأخرى (عدا عضلات الطيران) انزيم لاكتيك ديهيدروجيناز الذى يؤدى إلى تكوين جزئي من حمض اللاكتيك لكل جزىء جلوكوز مستعمل مع زيادة صافية فى الطاقة . ويحدث هذا النظام فى الحشرات فى الأنسجة التى يقل أمدادها بالاكسجين ، وبالتالى توجد فى عضلات الأرجل للبقة المائية **_Belostoma_** وفى الير المائية **_Chironomus_** ، كما توجد فى عضلات الفخذ للنطاطات التى تحتاج إلى كمية كبيرة من الطاقة عند القفز هذه العضلات التى تبعد عن الثغور التنفسية وتزود بكمية قليلة نسبيا من الأكسجين (**ebe & Mc shan** 1957) .

عند حدوث التنفس اللاهوائى ، تتأكسد النواتج النهائية بمجرد أن يتاح وجود كمية كافية من الاكسجين م أخرى . ويسمى الاحتياج الأكسجينى لعملية الأكسدة هذه بإسم الدَّين الاكسجين ويتضح هذا الدَّين بحدو معدل تنفس أعلى من العادى عند عودة الحشرة للتنفس الهوائى . خلال فترات توقف الحشرة عن الطيران يص معدل أستهلاك الأكسجين إلى معدل الراحة العادى لفترة قصيرة . بينما تتأكسد نواتج تحلل الجليكوجين (تعوي دَيْن الاكسجين) (شكل ٣ـــ٣)



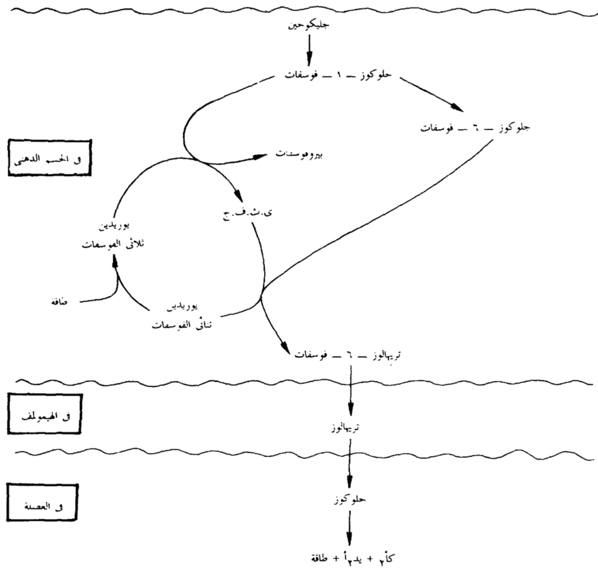
شكل (٣ ـــ ٣) : أستهلاك الاكسجين فى الجراد من جنس _Schistocerca_ عند الراحة وأثناء الطيران ويظهر أستهلاك الاكسجين بكمية كبيرة أ الطيران ثم التعويض بعد ذلك .

٣ ـ ٤ الأيض الوسطى Intermediate metabolism

يتضمن الأيض الوسطى جميع التفاعلات الخلوية التى لا ترتبط مباشرة بتحرير الطاقة . وتتعلق هذه التفاعلات تكوين افرازات خاصة وتخليق وهدم مكونات خلوية . وسوف تناقش أكثر هذه العمليات معرفة فقط فيما يلى .

ـ ٤ ـ ١ أيض المواد النشوية

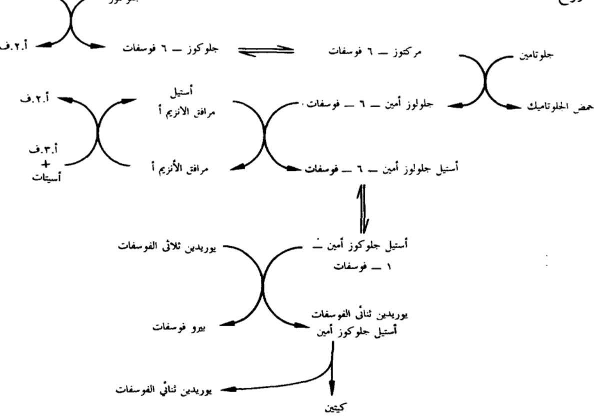
التريهالوز : ينتشر التريهالوز انتشارا واسعا فى معظم الحشرات ويوجد عادة بكميات مناسبة فى الهيمولمف ومنه يمكن تخزين المادة النشوية فى شكل مناسب . يستعمل التريهالوز كمصدر للطاقة أثناء الطيران وأثناء التحول وفى فترات التجويع . فى الجراد الصحراوى يخلّق هذا السكر فى الجسم الدهنى من الجلوكوز وببطء شديد من السكريات الأخرى . ويتضمن الطريق المحتمل لتخليقه مادة يوريدين ثنائى فوسفات الجلوكوز (ى.ث.ف.ج أو UDPG) .



وتعتبر هذه العملية مُكَلِّفة للحشرة لأنها تتضمن الاستفادة من الطاقة فى عملية تخليق ى.ث.ف.ج وعلى ذلك يجب أن يكون للتريهالوز مميزات اختيارية من وجهات نظر أخرى ليصبح المادة النشوية الأساسية . ومن أحد المميزات أن التريهالوز يعتبر مادة غير محبة للتفاعلات الحيوية نسبيا وبالتالى يمكن تخزينه بتركيزات عالية فى الهيمولمف ، كما يتم تخليقه داخل الجسم بسرعة كبيرة جدا ، فقد وجد فى حشرة *Phormia* أن ٥٠٪ من سكر الجلوكوز المشع المحقون فى الحشرة يتحول إلى سكر تريهالوز فى خلال دقيقتين فقط .

لا يقدر سكر التريهالوز على النفاذ فى العضلة ولكنه يتحلل بفعل انزيم التريهالاز إلى جلوكوز الذى يمكن بعد ذلك الأستفادة منه . ويوجد إنزيم التريهالاز فى الدهن وفى جدار القناة الهضمية وفى العضلات وفى الهيمولمف (تشيفوركا Chefurka عام ١٩٦٥ ــ ج ، كليبى Kilby عام ١٩٦٣) .

الكيتين : هو أحد المكونات الأساسية لجليد الحشرات ويتكون من وحدات متكاثفة من أستيل جلوكوز أمين المتشكله مع بعضها بالتبلمر . ففى الجراد الصحراوى يتكون الكيتين أثناء وبعد الأنسلاخ مباشرة من المخزون الكربوايدراتى فى الحشرة ومعظمة سكر التريهالوز . يتضمن تخليق الكيتين وجود يوريدين ثلاثى الفوسفات الذى يؤدى إلى تكوين يوريدين ثنائى الفوسفات أستيل جلوكوزأمين ويتلو ذلك عملية تكاثف للجزئيات ليتكون الكيتين (كاندى ، كليبى Candy & Kilby عام ١٩٦٢) . تُهضم معظم مكونات الجليد بواسطة سائل الانسلاخ ويعاد امتصاصها داخل الحشرة عند أنسلاخها . والمادة الكربوايدراتية الموجودة فى الجليد القديم هى المادة التى يُعاد تكوينها ويُعاد أستعمالها فى الجليد الجديد وبالتالى تتخلص الحشرة من القديمة ضمن مكونات الجليد المنزوع .



النشا الحيوانى (الجليكوجين) : الجليكوجين من السكريات العديدة ويعتبر المخزون الهام فى بعض الحشرات مثل الدروسوفيلا حيث تحدث تراكمات منه فى الجسم الدهنى ودبوسى الاتزان وعضلات الطيران وخلايا المعى الأوسط . يتكون الجليكوجين من الجلوكوز ويحتمل أن يتم ذلك بطريقتين : بواسطة الفسفرة ثم يتلوها تكاثف جزئيات الجلوكوز أو بواسطة الطريقة المتضمنة يوريدين ثنائى فوسفات الجلوكوز كما هو الحال فى تكوين التريهالوز .

يمكن أن يشتق الجليكوجين من الأحماض الأمينية أيضا ، فمثلا عندما تتغذى يرقه بعوضة الأيدس ***Aedes*** على جليسين وألانين يترسب الجليكوجين فى خلايا المعى الأوسط . ولا توجد أدلة تشير إلى تكوين الجليكوجين من الدهون .

٣ ــ ٤ ــ ٢ الدهون

الدهون ليست مواد محددة بدقة ولكنها مركبات عضوية تنتمى إلى إسترات الأحماض الدهنية (تُكوِّن الأحماض الدهنية سلسلة متجانسة ذات تركيب عام $C_nH_{2n+1}COOH$) التى لا تذوب فى الماء ولكنها تذوب فى المزيبات العضوية .

الجليسريدات الثلاثية والأحماض الدهنية : الدهون هى أكثر أنواع الطعام تخزينا فى جسم الحشرة ويحدث ذلك عادة على هيئة جليسريدات ثلاثية والتى فيها يصاحب الأحماض الدهنية الجليسرول :

$$\begin{array}{l} CH_2O.CO.R \\ | \\ CHO.CO.R' \\ | \\ CH_2O.CO.R'' \end{array}$$

وتكون الأحماض الدهنية المصاحبة فى الجليسريدات الثلاثية عادة أحماض طويلة السلسلة مشبعة وغير مشبعة ، ويعتمد درجة التشبع على نوع الدهون الموجودة ضمن مكونات الطعام وعلى درجة الحرارة التى تحدث عندها عملية التخليق داخل الجسم . وأكثر الأحماض الدهنية المشبعة انتشارا هما حامضى البالميتيك وستاريك بينما أكثر الأحماض غير المشبعة شيوعا هو حمض الأولييك الذى يحتوى على رابطة مزدوجة فى الوضع ٩ وحمض اللينوليك الذى يحتوى على روابط مزدوجة فى الأوضاع ٩ ، ١٢ ، ١٥ .

$$\begin{array}{l} \overset{9}{C}H(CH_2)_7.COOH \\ \| \\ CH(CH_2)_7.CH_3 \end{array}$$

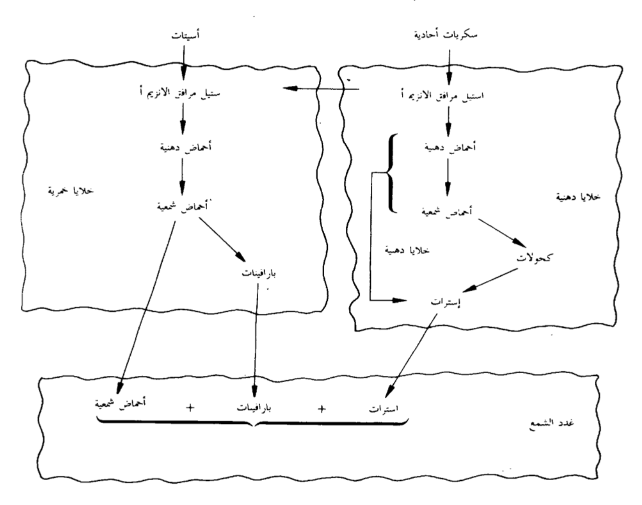
حمض الأولييك

$$CH_3CH_2CH = \overset{15}{C}HCH_2CH = \overset{12}{C}HCH_2CH = \overset{9}{C}H(CH_2)_7.COOH$$

حمض اللينولينيك

يحدث تخليق للأحماض الدهنية فى الجسم الدهنى وفى مكان آخر من الأحماض الأمينية والسكريات والأحماض الدهنية الأكثر بساطة . أما عند تخليقها من الأستات فإنه يلزم أ.٣.ف ، مرافق الإنزيم أ ، ثانى أكسيد الكربون ، ن.أ.ث ومن الممكن أيضا أحد مركبات دورة حمض الستريك مثل حمض الفاكيتوجلوتاريك . وبإعادة عمليات تكاثف الجزئيات تبنى الأحماض الدهنية طويلة السلسلة (أنظر كيلبى Kilby عام ١٩٦٣) . فى حشرة Eurycotis يمكن تخليق وانتاج أحماض دهنية مشبعة بأى عدد بتكاثف وحدتين كربونيتين ، ثم تفقد هذه الأحماض تشبعها وتعطى فى النهاية أحماض دهنية غير مشبعة وبذلك يمكن تحويل حمض أولييك .

تعمل الأحماض الدهنية كمخزن للطاقة داخل الجسم ويمكن أن تستخدم خلال فترات التجويع أو (كما الجراد الصحراوى) خلال نشاط الطيران الطويل . بعد التحلل إلى مرافق الانزيم أ ، يمكن للأحماض الدهنية أن تدخل دورة حمض الستريك ، ومن المحتمل أن تحدث تحركات هذه المركبات بعيدا عن الجسم الدهنى . وقد لوحظ أن نشاط انزيم اللبياز يكون عاليا فى الجسم الدهنى مما يدعو إلى الاعتقاد أن الأحماض الدهنية تتحلل فى البداية إلى جليسرول ثم يحدث لها فسفرة لِتُكَوِّن جليسرو فوسفات التى تنقل بهذه الصورة لعضلات الطيران حيث تستكمل عملية التحول إلى أستيل مرافق الانزيم أ .



الشموع : توجد كميات صغيرة من الشمع فى جليد معظم الحشرات حيث يشكل هذا الشمع الطبقة المقاومة للماء . وقد توجد كميات أكبر من الشمع فى الحشرات التابعة لعائلة Coccidae التى تكسو نفسها وبيضها بشرائط أو الواح من الشمع وفى نحل العسل حيث يبنى عيونه السداسية من الشمع .

والشموع الطبيعية عادة عبارة عن مخاليط من اعداد كبيرة من المركبات ، وتختلف هذه المخاليط فى تركيبها حيث تُشكّل غالبيتها من كحولات طويلة السلسلة وأحماض أو استراتها وبارافينات طويلة السلسلة . فمثلا يتكون شمع نحل العسل من ١٢٪ بارافينات ، ٧٢٪ إسترات ، ١٣٪ أحماض طويلة السلسلة حرة .

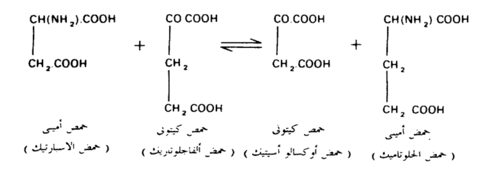
تلعب الخلايا الدهنية والخلايا الخمرية دورا عظيما فى تخليق شمع نحل العسل ، وتبدأ هذه العملية فى الجسم الدهنى ثم تمر إلى الخلايا الخمرية ثم تنتقل بعد ذلك إلى غدد الشمع فى البطن ويقترح بيك (Pick) عام ١٩٦٤ الشكل التخطيطى التالى الذى يبين تخليق الاسترات الناتجه من الخلايا الدهنية والأحماض الشمعية والبارافينات بواسطة الخلايا الخمرية .

تعلق الخلايا الخمرية بعملية أيض البروتين الدهنى الذى يستعمل فى تكوين الجليد .

الدهون الأخرى : توجد فى الحشرات دهون أخرى مثل الفوسفوليبيدات التى تتكون من دهون تحتوى على فوسفور والاسترويدات وهى مركبات حلقية معقدة توجد إما على هيئة استيرولات حرة أو استرات الإستيرول (والش Walsh عام ١٩٦١) . وتعتبر الاستيرولات مكونات غذائية ضرورية إذ من الممكن أن تكون بعض هرمونات الحشرات من الإستيرويدات .

٣ ـ ٤ ـ ٣ أيض الأحماض الأمينية والبروتين

الأحماض الأمينية : يحدث تخليق الأحماض الأمينية فى الجسم الدهنى . فمثلا فى الجراد الصحراوى يتحد الكربون (الناتج من الاسيتات) فى الجلوتامات والبرولين والاسبرتات والألانين ويحدث ذلك فى الجسم الدهنى (كليمنتس Clements عام ١٩٥٩) وهذه الأحماض الأمينيه تقابل الأحماض الكيتونية التى تحدث فى دورة حمض ا لستريك (مثل الجلوتاميك بالكيتوجلوتاريك والاسبارتيك بالأوكسالو أستيك) ويمكن أن تُشتق من الأحماض الكيتونية عن طريق عملية نقل مجاميع الأمين . ويرى البعض أن المركبات الوسطيه لدورة حمض الستريك تُشكّل الهياكل الكربونية لهذه الأحماض الأمينية .

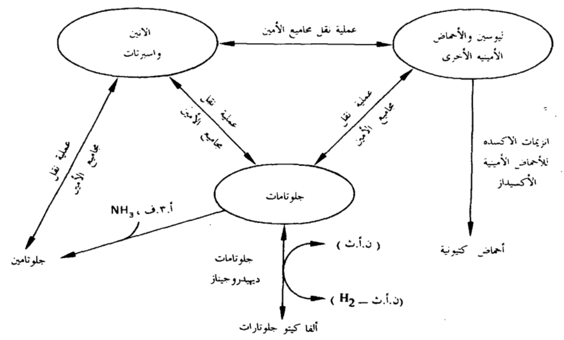


وعملية نقل مجاميع الأمين Transamination هى عملية نقل مجاميع الأمين من حمض أمينى لحمض ديتونى بدون تكوين وسطى للأمونيا وينتج عن ذلك تكوين حمض أمينى جديد ويتم ذلك فى أنسجة مختلفة .

تحتوى أنسجة الحشرات على كثير من الانزيمات التى تعمل على نقل محاميع الأمين (مجموعة انزيمات الترانس أميناز Transaminases) . وفى دودة القز مثلا يُعرف ١٩ حمض أمينى يعملوا كأحماض مُعطية فى تفاعلات نقل مجاميع الأمين . عملية التحول الخاصة بالجلوتامات ـــ اسبرتات تعتبر أكثر العمليات انتشارا وأكثرها نشاطا وتحدث فى الحبل العصبى والعضلات وجدار القناة الهضمية وأنابيب ملبيجى والجسم الدهنى . وقد وجد أن أعلى نشاط قد سُجّل فى أنابيب ملبيجى بينما أقل نشاط أو عدم وجود نشاط بالمرة لعملية نقل مجاميع الأمين فى الهيمولمف .

قد تنتج الأحماض الكيتونية (R-CO-COOH) مثل حمض البيروفيك وحمض الأوكسالوأستيك فى التفاعلات الخاصة بعمليات نقل مجاميع الأمين وكذلك بواسطة عملية إزالة مجاميع الأمين التأكسدية للأحماض الأمينية ويستخدم فى ذلك مجموعة انزيمات الأوكسيداز الخاصة بالأحماض الأمينية وكذلك انزيم جلوتاميك ديهيدروجيناز . وقد تستعمل هذه الأحماض فى تخليق الدهن أو كمواد تفاعل فى دورة حمض الستريك . ففى الجراد الصحراوى يستعمل الجسم الدهنى الجليسين والليوسين كمواد تفاعل تنفسية . ويعتقد البعض أن للجسم الدهنى أهمية فى نقل وإزالة مجاميع أمين الأحماض الأمينية وجعل هذه الأحماض فى صورة صالحة لإجراء عمليات الأيض اللاحقة عليها فى أنسجة أخرى (كليمنتس ,Clementsعام ١٩٥٩) .

تلعب الجلوتامات دورا مركزيا فى نقل النتروجين من مركب إلى آخر ، وتعتبر الأمونيا أكثر المركبات أرتباطا بالجلوتامات وبالاسبرتات عن ارتباطها بالأحماض الأمينية الأخرى . كما تستخدم الجلوتامات أيضاً فى معظم عمليات التفاعلات النشطة لنقل مجاميع الأمين ولذلك فالجلوتامات تعمل على ارتباط النتروجين فى النظام ثم توزعه . ويمكن تلخيص التفاعلات العامة للأحماض الأمينية فى الحشرات فيما يلى :



تخليق البروتين : الأحماض الأمينية هى الوحدات التى منها يتم تخليق بروتينات الجسم . وترتبط هذه الأحماض بروابط ببتيدية لِتُكوِّن الببتيدات ، وتربط الأخيرة سلاسل من الببتيدات العديدة التى تنتج في النهاية البروتينات .

بالقياس مع كائنات حية أخرى ، من المسلم به أن الحمض النووى الريبوزى (*RNA*)يعمل كعارضة لتخليق البروتين مع تحديد الموضع الذى ترتبط فيه الأحماض الأمينية .

وغالبا ترتبط زيادة تخليق البروتين بزيادة فى الحمض النووى الريبوزى . فمثلا فى حشرة ***Tenebrio*** تكون النسبة بين حامضي النووى الريبوزى (RNA)والنووى الريبوزى منقوص الاكسجين (DNA)عالية عند بدايه طور العذراء عندما تبدأ أنسجة الحشرة الكاملة فى التكوين ، بعد ذلك تنخفض النسبه ولكنها ترتفع مرة أخرى قبيل خروج الحشرة الكاملة مباشرة عند تكوين جليد الحشرة الكاملة .

البروتين هو المركب الضرورى فى جميع خلايا الجسم وفى كثير من الافرازات الخاصة وعلى ذلك فإن تخليقه يجب أن يحدث فى كثير من الخلايا ، فمثلا تنتج الخلايا الطلائية للمعى الأوسط الانزيمات الهاضمة كما يخرج م غدد الحرير حرشفية الأجنحة بروتينات الحرير ، بينما تنتج الخلايا الجسم الدهنى بروتينات الهيمولمف .

٣ -٥ النواتج النهائية للأيض الهدمى End products of catabolism

ينتج عن هدم المواد النشوية والدهنية نهائيا الماء وثانى أكسيد الكربون ويمكن للماء أن يطرد خارج الجسم عن طريق أنابيب ملبيجى بينما يُلفظ ثانى أكسيد الكربون للخارج عبر الجهاز القصبى . أما هدم البروتين فإنه يؤدى إلى إنتاج الأمونيا بالاضافة إلى الماء وثانى أكسيد الكربون . وحيث أن الأمونيا تعتبر سامة لخلايا الجسم فإنها يجب أن تُطرد من الجسم . وعادة لا تخرج الأمونيا فى الحشرات على نفس الصورة ولكنها عادة تتحول إلى مادة أقل سميه هى حمض اليوريك الذى يحتاج إلى ماء أقل لإخراجه . ويمكن أن توجد نواتج نهائية أخرى لأيض النتروجين والتى قد تُشتق أولا تُشتق من حمض اليوريك .

حمض اليوريك : لتكوين حمض اليوريك قد يستغل الجليسين والجلوتامين والاسبرتات كمواد تفاعل ، كما يستخدم الفورمات وريبوز ــ ٥ فوسفات و أ.٣.ف . ومن المحتمل أن يكون للجسم الدهنى أهمية فى تكوين هذا الحامض ولكن لا يعرف للان ما إذا كان هذا الجسم الدهنى هو أهم مكان لتخليق هذا الحمض أم توجد أنسجة أخرى تُكوِّنه .

ويشتق حمض اليوريك أيضا من أيض البورينات مثل الأدينين والجوانين اللذان قد يتحرراً أثناء هدم الحمض النووى .

أدينين ← هيبواكسانثين ← جوانين ← حمض اليوريك

النواتج الأخرى : يتم أخراج الالانتوين (Allantoin) من الحشرات المائية كما يوجد إنزيم اليوريكاز (الذى ينتج الألانتوين حمض اليوريك) فى الحشرات التابعة لرتب مشتقيمة وغمدية وحرشفية وثنائية الأجنحة . وقد وجد أنه فى يرقه ذبابة *Lucilia* يتراكم حمض اليوريك فى أنسجتها بينما تُخرِج الألانتوين والأمونيا .

حمض اليوريك ← يوريكاز ← الألانتوين ← الألنتويناز ← حمض الألانتويك ← الألنتويكاز ← يوريا + حمض جلاى - إكساليك

يوجد حمض الألانتويك فى نواتج اخراج اليرقات والحشرات الكاملة التابعة لرتبة حرشفية الأجنحة ويرقات غشائية الأجنحة ويرقات غشائية الأجنحة ويشكل ٢ر. — ٤ر. ٪ من الوزن الرطب للبول بالمقارنة بحوالى ١ — ٤٠ ٪ من حمض اليوريك . كما يشكل حمض اليوريك نسبة تصل إلى ٢٥ ٪ من الفضلات الإخراجية لأيض العذارى التى تفرز عند خروج الحشرة الكاملة كمخلفات . ينتج حمض الألانتوين بفعل انزيم الألانتويناز .

يوجد اليويا بكميات صغيرة عادة فى بول الحشرات . وفى بعض الأحيان قد تُشتق مباشرة م الطعام كما ى حشرة Rhodnius ولكن فى معظم الأحوال يتم تكوينها بواسطة الحشرة نفسها . وليس من العادة وجود انزيم الألانتويكاز الذى يُحَوِّل حمض الألانتويك إلى يوريا . ففى الجراد الصحراوى وبعض الحشرات الأخرى توجد بعض الأدلة التى تشير إلى وجود دورة حمض الأورنيثين (جلمور Glimour عام ١٩٦١) كما فى الفقاريات ، ولكن ثبت أن هذه الدورة غير موجودة فى الحشرات التابعة لرتبة ثنائية الأجنحة .

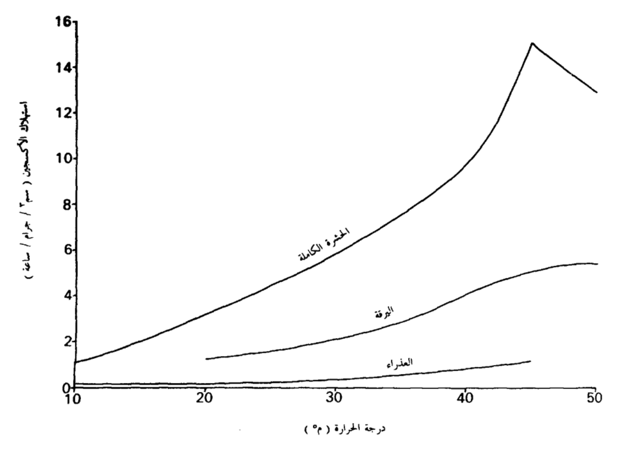
تخرج الأمونيا بكميات كبيرة من يرقات الحشرات المائية ولا تشتق من هدم اليوريا ولكنها قد تُحمل على شكل مرتبط إلى أعضاء الإخراج ثم تحرر داخل هذه الأعضاء بعد أجراء عملية نزع مجاميع الأمين . وقد وجد فى يرقة ذبابة *Lucilia* أنزيم أدينوزين دى أميناز ذو نشاط مرتفع فى القناة الهضمية وأنابيب ملبيجى .

٣ — ٦ معدل الأيض Metabolic rate

تختلف معدلات الأيض باختلاف نوع وحالة الحشرات . ويستعمل معدل استهلاك الأكسجين كمقياس للأيض . فى أثناء فترات الراحة للحشرات يكون استهلاك الاكسجين فى الحشرة الكاملة أكبر منه فى اليرقة لنفس النوع ، بينما يكون هذا الاستهلاك فى العذراء أقل من اليرقة والحشرة الكاملة (شكل ٣ — ٤) حتى فى الطور الواحد من الحشرة يختلف معدل استهلاك الأكسجين باختلاف العمر . فمثلا فى العذراء يكون استهلاك الاكسجين فى البداية عاليا ، ثم يهبط ، ثم يرتفع مرة أخرى قبل خروج الحشرة الكاملة (٣ — ٥) . ويظهر السكون فى الحشرات نفس السمات السابقة حيث يكون استهلاك الأكسجين عاليا خلال فترات التشكل ولكنه ينخفض خلال فترة السكون . وينتج النشاط عن الزيادة الحادة فى الأيض ، فأثناء راحة شغالات نحل العسل تستهلك الطاقة بمعدل ٩ كالورى / كجم / ساعة وتزداد هذه القيمة أثناء الطيران لتصل إلى ٤٨ ضعف .

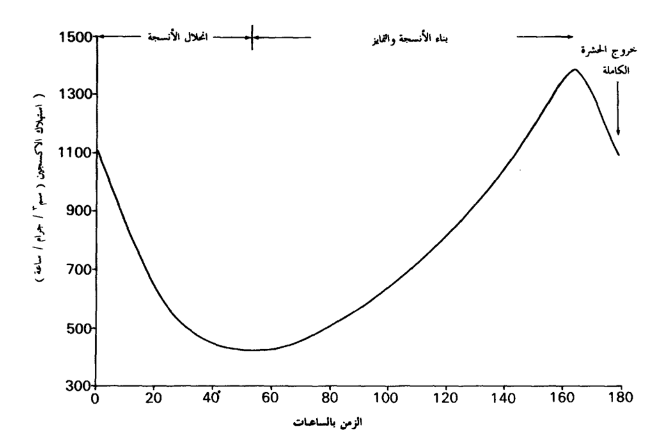
وعادة يكون للحشرات الأكبر حجما معدلات أيضية أقل من الحشرات الأصغر فى الحجم .

للعوامل الخارجية تأثير على الأيض مثل درجة الحرارة على وجه الخصوص ، حيث يزداد الأيض بارتفاع درجة الحرارة إلى أن يصل إلى الحد الأقصى ثم ينخفض الأيض بحدة عند الحد الأعلى لدرجة الحرارة المميتة (شكل ٣ ــ ٤) .



شكل (٣ ــ ٤) : إستهلاك الأكسجين فى اليرقة والعذراء والحشرة الكاملة للذبابة من النوع *Calliphora Vomitoria* ويظهر زيادة الاستهلاك بارتفاع درجة الحراره . ويلاحظ فى الحشرة الكاملة الانخفاض الفجائى فى الاستهلاك عند وصول درجة الحرارة الى الحد المميت .

يختلف معدل التنفس (RQ) ($\frac{CO_2 \text{ الملفوظ من الجسم}}{O_2 \text{ الذى يدخل الجسم}}$) باختلاف نوع المادة التى سيحدث لها عملية الأكسدة . فإذا تأكسدت المادة تأكسدا كاملا فإن أيض المواد النشوية يرتبط بمعامل تنفس مقداره واحد صحيح . بينما يرتبط أيض المواد الدهنية بمعامل تنفس يساوى ٧ر٠ وقد وجد أن للصرصور المنزلى معامل تنفس يساوى الواحد الصحيح ولكن بعد عدة أيام من تجويعه ينخفض هذا المعامل إلى ٧ر٠ لأنه يستعمل الدهون المخزنة بداخله فى انتاج الطاقة أثناء التجويع . ويقدر معامل التنفس لحشرة الدروسوفيلا أثناء الطيران بواحد صحيح وفى الجراد الصحراوى ٧ر٠ وهذا يبين أن الحشرة الأولى تستخدم المادة النشوية بينما تستخدم الحشرة الثانية المادة الدهنية .



شكل (٣ ــ ٥) : أستهلاك الأكسجين فى عذراء دودة الشمع *Galleria* ــ لا تظهر كل الحشرات الكاملة مباشرة (عن ويجلسورث **Wigglesworth** عام ١٩٦٥) .

٣ ــ ٧ التحكم فى الأيض Control of metabolism

فى كثير من الأمثلة وجد أن التحكم فى أيض الخلية يكون هرمونيا ، لذلك تعرف الهرمونات على أنها المتحكمة فى النمو والتمايز ، وفى دكانة الجليد وتطور الغدد الجنسية ، وفى معدل نبض القلب ، وفى تكوين البول وفى تنظيم احتياجات الطاقة داخل الجسم ، وفى نشاط الجهاز العصبى المركزى . وغير معروف المكان الذى تؤثر عليه الهرمونات ، ولكن من الممكن أن تؤثر الهرمونات مباشرة على نواة الخلية فتسبب نشاط أو تثبيط نشاط بعض الجينات .

داخل الخلية ينتج بعض التنظيم من المكونات الخلوية نفسها حيث توجد مكونات تعمل بمعزل عن الأخرى ، فيحدث جزء من الدورة التنفسية فى السيتوبلازم وجزء آخر فى الجسيمات الكوندرية وتكون الانزيمات ومواد التفاعل المستخدمة منعزلة بعضها عن بعض . ويتم تنظيم معدلات التفاعل الانزيمى بواسطة مادة التفاعل المتاحة أو بمرافق الإنزيم وبواسطة تراكم نواتج النشاط الإنزيمى . فمثلا يتم تثبيط عملية اكسدة مادة ألفاجليسروفوسفات فى

لجسيمات الكوندرية بتراكم مُنتَجْ الأكسدة المسمى ثنائى أيدروكسى أسيتون فوسفات ويصبح من الممكن تقديرة
ندما تصل النسبة $\frac{\text{تركيز مادة التفاعل}}{\text{تركيز المادة الناتجة من التفاعل}}$ إلى ٣ر٠ (جلمور Gilmour عام ١٩٦٥) . ويمكن أن يُحَدَّد
ذا التفاعل بواسطة نشاط انزيم ألفا جليسروفوسفات ديهيدروجيناز . ويُعتقد أنه أثناء راحة عضلات الطيران يُثبط
ذا الإنزيم وبالتالى تحدث الاكسدة من خلال دورة حمض الستريك . أما أثناء الطيران فيُزال التثبيط بواسطة
كاتيونات ثنائية التكافؤ التى تُحرر أثناء التنبية العصبى للعضلات مما يؤدى إلى الأكسدة السريعة لمركب
فاجليسروفوسفات ويتحول إلى ثانى ايدروكسى أسيتون فوسفات ، وهنا تصبح دورة حمض الستريك طريق
جانبى . مُستقبل الفوسفات أ.٢.ف يؤثر على الأيض التأكسدى فى الحيوانات الأخرى بأن يجعله أما محدودا أو
ثبطه تماما ولكن لا ينطبق ذلك على الحشرات حيث اثبتت التجارب العملية أن أضافة أ.٢.ف لا يسبب دائماً
زيادة معدل الأكسدة (ساكتور Sacktor عام ١٩٦٥ .

الفصل الرابع
التلوين
COLOURATION

تلعب بعض المواد الملوِّنة دورا حيويا فى العمليات الأيضية ، وإنتاج هذه الملوِّنات يرتبط دائما بعمليات أخرى فى الجسم .

توجد عدة مجاميع من المواد الملونة وهى مسؤولة عن كثير من الألوان فى الحشرات . أما معظم الألوان البيضاء والزرقاء والمعدنية فإنها تنتج عن التركيب الفيزيائى لسطح الجليد ولا دخل للمواد الملونة فى تكوينها .

يحدث التغير العكسى فى اللون لفترة قصيرة (الناتج عن حركة المواد الملّونه) فى قليل من الحشرات ، ولكن من الشائع حدوث تغيرات طويلة الأجل فى اللون نتيجة ترسيب الحبيبات الملونه ، وتحدث الحالة الأخيرة عادة لتجانس وتماثل لون الحشرة مع لون البيئة المحيطة بها . وهنا يلاحظ أنه إذا اختلف لون البيئة المحيطة بالحشرة وأصبح اللون الجديد ثابتا يحدث اختلاف فى لون الحشرة بما يتناسب مع لون البيئة الجديدة .

ويظهر لون كثير من الحشرات ليخفيها عن المفترسات التى تهدد حياتها . ولبعض الحشرات الأخرى علامات على سطح الجسم لتخيف بها المفترسات ، أو يكون لها تلوين واضح يرتبط بمظهر كريه حتى أن المفترسات عندما تتعرف عليها تهرب منها وتتحاشاها . أما أنواع الحشرات المختلفة التى يمكنها أن تُظهر نفسها بمظهر كرية أو لا يمكنها ذلك فإنها قد يكون لها نفس تلوين الحشرات ذات المظهر الكرية وبذلك تحمى نفسها من المفترسات حيث لا تفرق الأخيرة بينهما .

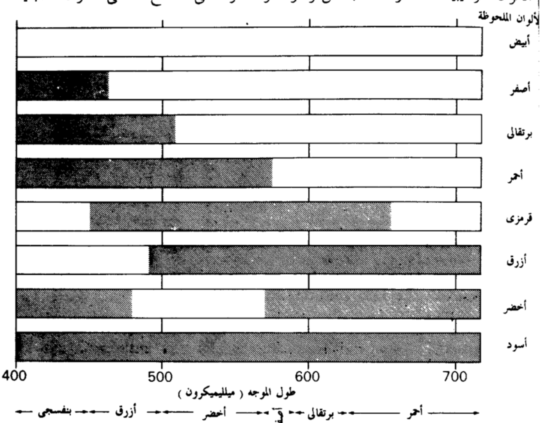
يعتبر اللون هاما فى تمييز أفراد النوع الواحد وفى بعض الأحيان تُخزَّن النواتج الإخراجية على هيئة ملوَّنات .

٤ ـــ ١ طبيعة اللون The nature of colour

ينتج اللون من الضوء الأبيض عند التخلص من بعض أطوال الموجات فيه عن طريق الامتصاص عادة وباق أطوال الموجات تنعكس أو تنفذ . وتُحدِّد أطوال الموجات المنعكسة أو النافذة اللون الذى يُرى (شكل ٤ ـــ ١) فإذا انعكست جميع أطوال الموجات بالتساوى فإن السطح المنعكس يظهر باللون الأبيض أما اذا أمتُصَّت جميع أطوال الموجات فإن اللون يصبح أسودا .

يحدث الانعكاس المختلف للضوء لإنتاج الألوان بطريقتين هما : الطبيعة الفيزيائية للسطح قد تتسبب فى انعكاس بعض أطوال الموجات أو قد يتواجد على هذا السطح بعض المواد الملوِّنة ، ونتيجة التركيب الجزيئى لهذه المواد فإنها

ص بعض أطوال الموجات وتعكس الباق . والألوان الناتجة عن الطبيعة الفيزيائية للسطح تسمى الألوان الفيزيائية الألوان التركيبية أما الألوان الناتجة عن وجود مواد ملوّنة على السطح فتسمى الألوان الصّبغية .



شكل ٤ ــ ١ : إنتاج اللون بإزالة بعض أطوال موجات من الضوء العادى (الأبيض) . أطوال الموجات المزالة تظهر باللون الداكن أما أطوال وجات المنعكسة فتظهر باللون الأبيض على الرسم(إزالة بعض أطوال الموجات تكون عن طريق امتصاصها (عن فوكس Fox عام ١٩٥٣) .

٤ ــ ٢ الألوان الفيزيائية Physical colours

تعتبر التراكيب الموجودة على السطح هى المسؤوله أساسا عن إنتاج الألوان البيضاء والزرقاء والقزحية وتنتج ذه الألوان عن طريق التشتت أو التبعثر أو التداخل أو الحيود (الوان الطيف) .

ــ ٢ ــ ١ التشتت

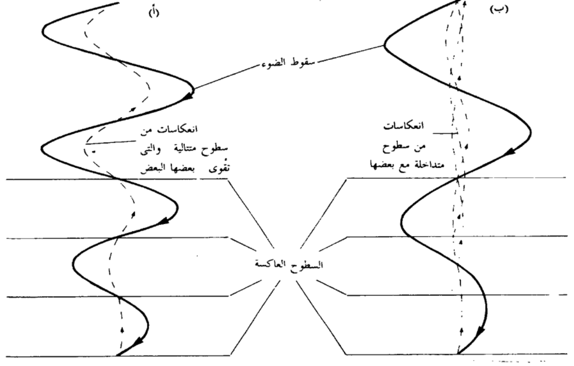
يتشتت الضوء المنعكس فى جميع الاتجاهات بواسطة عدم انتظام السطح العاكس أو بواسطة الحبيبات الموجودة بداخل هذا السطح . فإذا كان عدم الانتظام كبيرا أو كانت الحبيبات كبيرة بالنسبة لطول موجة الضوء فإن كل لضوء ينعكس ويظهر السطح باللون الأبيض . وتنتج كل الألوان البيضاء فى الحشرات بهذه الطريقة ولو أن لصبغات البيضاء قد تتواجد أيضا . تنتج الألوان البيضاء المتّ (المت هو خليط معدنى من نحاس ورصاص نيكل) بواسطة تشتت الضوء فى كل الاتجاهات ، وفى الحشرات التابعة لرتبة حرشفية الأجنحة مثل تلك التى تتبع عائلة Pieridae ينتج ذلك من التجعيدات الطولية العميقة ومن التخطيطات الدقيقة غير المنظمة على سطح

الحراشيف . تنتج الألوان البيضاء اللؤلؤية (مثل التى توجد على حشرة *Argynius* من حرشفية الأجنحة) بواسطة التشتت من عدد من الصفائح الرقيقة المتداخلة والمنفصلة عن بعضها بواسطة مسافات هوائية . وفى أبى دقيقات تكون هذه الصفائح هى الرقائق العليا والسفلى للحراشيف المتداخلة (ماسون Mason عام ١٩٢٦) .

إذا كانت الحبيبات القريبة من السطح صغيرة جدا ولها أبعاد تشابه أطوال موجات الضوء الأزرق (٦ر. ميكرون أو أقل) ، فإن الموجات القصيرة الزرقاء تنعكس بينما أطوال الموجات الأكبر لا تنعكس وبالتالى يظهر اللون أزرقا أو أخضراً ، ويعتمد فى تأثيره على طبقة امتصاص مكونة من صبغات داكنة توجد تحت الحبيبات الدقيقة . وفى غياب هذه الطبقة يُحجب اللون الأزرق بواسطة الضوء المنعكس من البيئة المحيطة . ويبدو أن الألوان الزرقاء السابق الكلام عنها تظهر نادرا فى الحشرات ، ولكن اللون الأزرق للرعاشات يمكن أن يُنتج بهذه الطريقة .

٤ ــ ٢ ــ ٢ التداخل

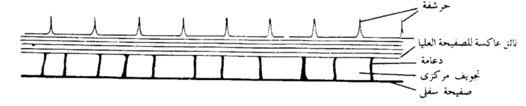
ينتج تداخل الألوان من انعكاس الضوء على سلسلة من السطوح المكونة من طبقات متراكبة فوق بعضها ، مع انفصال هذه الطبقات عن بعضها بمسافات تتساوى مع أطوال موجات الضوء . ونتيجة لوجود هذه المسافات فإن بعض أطوال الموجات المنعكسة من السطوح المتتالية تَقْوى وتُعزَّز ، بينما تبطل وتتلاشى البعض الآخر من أطوال الموجات . وتكون النتيجة النهائية انعكاس بعض أطوال الموجات فقط وبذلك يظهر السطح ملونا (شكل ٤ ــ ٢) . ويعتمد طول الموجة للون المنعكس على معامل الانكسار (Refractive index) للمادة والمسافة بين



شكل (٤ ــ ٢) : رسم تخطيطى يبين انتاج اللون بواسطة التداخل . عند كل سطح من السطوح العاكسة ينعكس بعض الضوء بينما يصل البعض الآخر إلى أقل كثافة ضوئية . ويوضح الشكل وجود مكوّنين للضوء الأبيض الساقط، طول الموجة للمكوّن الأول (أ) يشكل علاقة بسيطة للمسافة بين السطوح العاكسة وبالتالى فإن إنعكاساتها من هذه السطوح تقوى بعضها البعض . والمكوّن الثانى (ب) يكون له أطوال موجات غير مرتبطة بالمسافة بين السطوح وبالتالى فإن انعكاساتها تتداخل مع بعضها (عن ريتشاردز Richards عام ١٩٥١) .

سطوح المنعكسة . رؤية السطح من زاوية مائلة يرادف اختزال المسافة بين الطبقات المتتالية وبالتالى يتغير اللون فى
اقب محدد كلما أصبحت الزاوية المنظورة أكثر ميلا (سلسلة نيوتون Newton's series) ويسمى التغير فى
لون مع الزاوية المنظورة باسم التَّقَزُّحْ ويعتبر صفة للألوان المتداخلة (ماسون Mason أعوام ١٩٢٣ ، ١٩٢٧ —
، ١٩٢٧ — ب) . ويزداد سطوع اللون المنعكس بزيادة عدد السطوح العاكسة .

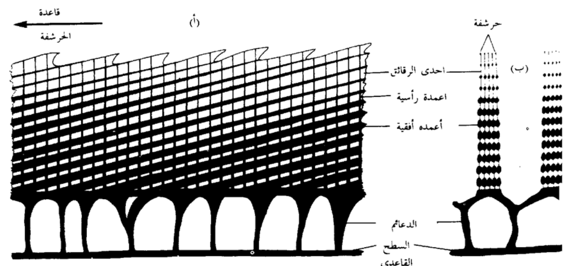
تشيع الألوان المتداخلة فى الحشرات التابعة لرتبة حرشفية الأجنحة وهى تنتج من الحراشيف . ففى حشرة *Urani* تكون الحراشيف المتقزحة مجوفة ولها صفيحة عليا مكونة من ٥ — ١٠ رقائق حيث تُنتج اللون بواسطة تداخل (شكل ٤ — ٣) .



شكل (٤ — ٣) : رسم تخطيطى لقطاع عرضى فى حرشفة حشرة *Uranio* (عن ماسون Mason عام ١٩٢٧) .

وعند النظر من أعلى مباشرة تظهر الحراشيف المختلفة باللون الأخضر أو الأزرق أو الارجوانى المائل للحُمرة يعتمد ذلك على المسافة بين الرقائق ، ويتغير اللون إلى الأرجوانى والبرتقالى والأخضر المائل للصُّفرة عند النظر مَيْل . أما فى حشرة *Lycaena* فينتج التقزح بواسطة الصفيحة السفلى للحراشيف التى تُرى من خلال السطح لعلوى على هيئة شبكة (ماسون Mason عام ١٩٢٧ — أ) .

ينتج اللون الأزرق لحشرة *Morpho* (من رتبة حرشفية الأجنحة) من الأنواع المختلفة للحراشيف التى تتكون ن صفيحة مفلطحة قاعدية تحمل عدد كبير من المراوح العمودية التى تسير موازية لطول الحراشيف على شكل حرف Y (شكل ٤ — ٤) .



شكل (٤ — ٤) : رسم تخطيطى لمنظر جانبى لجزء من حرشفة متفرحة فى حشرة *Morpho* ، وقطاع عرضى لجزء من الحرشفة عن أندرسون ، ريتشاردز Anderson & Richards عام ١٩٤٢) .

تتكون كل مروحة من عدد من الرقائق النحيلة العمودية والمدَّعمة بواسطة سلسلة من الأعمدة (التغليظات) العمودية والأفقية المائلة . ويوجد حوالى أثنى عشرة عمودا مغلظا يشغل الواحد حوالى ١٩ر٠ ميكرون ، ويصبحوا أكثر غلظة كلما اتجهوا إلى قاعدة المروحة . وتُشكل جميع الأعمدة الغليظة المجاورة للرقائق سلسلة من السطوح المنعكسة وفى النهاية يظهر اللون الأزرق نتيجة التأثيرات التداخلية (أندرسون ، ريتشاردز Anderson & Richards عام ١٩٤٢) .

تنتج الألوان المعدنية فى كثير من الخنافس بواسطة طبقات فى جليد الأجنحة الغمدية ، ويعتمد اللون السائد على المسافات بين هذه الطبقات . وينتج التأثير المعدنى بواسطة طبقة مبطنة من المواد الصبغية . فى الخنافس السلحفائية تنفصل الرقائق عن بعضها فى الجليد بواسطة سائل أو مادة ذات محتوى مائى عالى . وفى الحالة العادية يكون لون هذه الخنافس أصفر نحاسى أو أخضر ولكن يتغير اللون عند تعرض الحشرة للجفاف ، ويرجع ذلك الى تغيرات فى المسافات الموجودة بين الرقائق . ويحدث ذلك فى الطبيعة إذا حدث خلل ما فى الحشرة وهنا يتغير اللون من الذهبى إلى الأخضر إلى البنفسجى وأخيراً إلى البرتقالى المائل للبنى وذلك فى مدة تقل عن دقيقة واحدة . وبعد فترة وجيزة يمكن عودة اللون الأصلى .

ويرجع التقزح فى الأجنحة الغشائية إلى الانعكاس من السطوح المكونة من سلسلة من الطبقات الجليدية والتى تبلغ سمك الواحدة ٢ر٠ ميكرون .

٤ ـ ٢ ـ ٣ الحيود (الوان الطيف)

وجود سلسلة من الأخاديد الدقيقة أو النتوءات المنفصلة عن بعضها بمسافات تماثل طول الموجه الضوئية سوف تعمل على تحليل الضوء الأبيض إلى مكوناتة من الوان الطيف ، ويسمى ذلك بالحيود . والوان الطيف نادرة فى الحشرات ، ولكن لخنفساء *Serica* تخطيطات عرضية على الأجنحة الغمدية على مسافة ٨ر٠ ميكرون بين الخط والآخر مكونة شبكة حيودية . وعند انتشار الضوء تظهر الخنفساء باللون البنى ولكن عند النظر اليها على طول محورها من خلال أشعة ضوئية ضيقه فإن هذه الشبكة تُنتج الوان متقزحة .

٤ ـ ٣ الألوان الصبغية Pigmentary colours

تنتج الألوان الصبغية من التركيب الجزيئى لبعض المركبات وأهم هذه المركبات التى تنتج اللون هى تلك التى تحتوى على روابط مزدوجة : $C = C$ ، $C = O$ ، $C = N$ ، $N = N$ وعدد وترتيب هذه المجاميع لهما درجة كبيرة من الأهمية . فمثلا فمثلا وجود NH_2 ـ ، Cl ـ كمجاميع طرفية تغير منطقة الامتصاص لمركب معين حيث تعمل على امتصاص الموجات الطويلة ويسمى الجزىء الذى يُنتج اللون باسم حامل اللون Chromophore الذى عادة يرتبط بجزىء بروتين مكونا بروتين لونى (كروموبروتين) .

٤ ـ ٣ ـ ١ الجليد البنى والأسود

يرجع اللون الأسود أو البنى فى جليد معظم الحشرات إلى توزيعات صبغة الميلانين ، ولكن إذا حُدِّد الميلانين بمركبات تتكون من حلقات إندول متبلمرة لا تنطبق عليه هذه الحالة . تتضمن الجليد وجود روابط عرضية بين

جزئيات البروتين ويعضد هذه الروابط الكوينونات وينتج دكانة الجليد بعض الشيء . ولو أن الصلابة والدكانة قد لا تعتمد أحداهما على الأخرى وبالتالى فإن الجراد الصحراوى الأبيض (Albino) يكون جليده صلبا ولكن عديم اللون . وعندما تنسلخ الجرادة من جنس *Locusta* فإن جليدها الجليد يصبح داكنا بعض الشيء قبل أن يتصلب . ويقترح بعض الباحثين أن الدكانة قد تتضمن بعض الترسيبات لصبغة الميلانين كما تتضمن أيضا إنتاج المادة البروتينية المسؤولة عن الصلابة (سكليروتين) ويتضمن تخليق الميلانين التيروزين ، دوبا ـــ كوينون :

تيروزين ← دوبا ← دوبا كوينون (← تيروزين)

دوبا كروم ← ٥ ، ٦ ـــ ثنائى أيدروكسى إندول ← إندول ـــ ٥ ، ٦ ـــ كونيون

يحدث له بلمرة إلى ميلانين

ومن الممكن أن يكون إنتاج الكوينونات بكميات كبيرة تفيض عن حاجة عملية التصلب ، وهنا تحدث عملية بلمرة للكوينونات الزائدة ليتكون الميلانين ، وهذه البلمرة يمكن أن تحدث حول الكوينونات التى تربط البروتينات وتظل لها صفات تعويضية أو استبدالية فى هذه المواضع (كوتريل Cottrell عام ١٩٦٤) .

٤ ـــ ٣ ـــ ٢ أشباه الكاروتين

تعتبر أشباه الكاروتين هى أكبر المجموعات الصبغية وتذوب فى الدهون ولا تحتوى على نتروجين ، وتتكون من متبقيات الأيزوبرين (isoprene) :

أشباه الكاروتين لها منشأ نباتى ولا يتم تخليقها فى الحشرات ويوجد منها مجموعتان : الكاروتينات كمجموعة ومشتقات الكاروتينات المتأكسدة مثل الإكسانثوفيلات كمجموعة أخرى . ويمكن للحشرة أن تحصل على

المجموعة الثانية فى طعامها ولكن يمكن أيضا أن تنتجها الحشرة بداخلها نتيجة تأكسد الكاروتين . تنتج الألوان الصفراء والبرتقالية والحمراء عادة من أشباه الكاروتين ويعتمد اللون على نوع المتبقيات النهائية للأيزوبرين وفيما إذا كانت تُكوِّن حلقه مغلقة ودرجة من عدم التشبع أم لا .

$$CH_2 = C(CH_3) - CH = CH_2$$

أيزوبرين

H3C CH3 CH3 CH3 H3C CH3 CH3 CH3 H3C CH3

بيتا كاروتين

ينتج اللون الأصفر للحوريات والحشرات الكاملة للجراد الصحراوى من بيتا كاروتين ، الذى يوجد أيضا فى الأعضاء الداخلية وفى بعض افرازات الحشرات مثل الحرير المفروز من دودة القز والشمع المفروز من النحل .

يرجع اللون الأحمر فى حشرات أبو العيد *Coccinella* (من رتبة غمدية الأجنحة) إلى ألفا وبيتا كاروتين مع الليكوبين (Lycopene) والمادة الأخيرة تُنتج اللون الأحمر فى حشرة *Pyrrhocoris* (من متغايرات الأجنحة) . ينتج مركب أستاكسانثين Astaxanthin (من الاكسانثوفيلات) من الكاروتين الموجود بجليد الجراد الصحراوى ويساهم فى تكوين اللون القرنفلى فى الحشرة الكاملة غير الناضجة ولو أن ذلك يرجع أساسا إلى الروبين الحشرى (insectorubin) .

فى الطاطات التابعة لجنس *Oedipoda* تنتج البروتينات المحتوية على أشباه الكاروتين الألوان الزرقاء والحمراء والصفراء فى الأجنحة الخلفية للأنواع المختلفة .

عندما تصاحب الصبغات الزرقاء (وهى عادة الميزوبيليفردين Mesobiliverdin) أشباه الكاروتين تنتج الألوان الخضراء . واللون الأخضر الناتج بهذه الطريقة يسمى أحيانا الفردين الحشرى (*Insectoverdin*) . أما المُكَوِّن الأصفر فى دم حشرة *Carausius* والجراد الصحراوى فيكون البيتاكاروتين ، بينما يكون الكاروتين مصحوبا بمركب أستاكسانثين فى جدار جسم حوريات الجراد الصحراوى التى تعيش معيشه انفرادية ومركب الليوتين (وهو من الاكسانثوفيلات) فى يرقة *Sphinx* (من رتبة حرشفية الأجنحة) .

وغير معروف للآن على وجه الدقة وظائف أشباه الكاروتين فى الأيض الخلوى ، ولكن كميات قليلة منه قد ترتبط بإنتاج الصبغات الملونة فى شبكية العين .

٤ ــ ٣ ــ ٣ التيرينات (التيريدينات)

التيرينات Pterines التيرنيات هى مركبات تحتوى على النتروجين وكلها لها نفس التركيب القاعدى ولكنها

لف فى الجزء الطرفى المتصل بهذا التركيب (زيجلر — جوندر Ziegler Gunder عام ١٩٥٦ ، زيجلر ، رتدر ، هارمسن Ziegler - Gunder & Harmsen عام ١٩٦٩ — فسيولوجى الحشرات المتقدم الجزء سادس) .

التيرين الأحمر (إريثروتيرين)

(اكسانثوتيرين) التيرين الأصفر

يمكن تخليق التيرينات من البورينات ويعضد ذلك انخفاض تركيز حمض اليوريك فى عذراء الدروسوفيلا عند ليق صبغات العين (تشيفوركا Chefurka عام ١٩٦٥ — ب) . ويستخدم أيضا الفلافين فى تخليق التيرين .

عادة ينتج من التبرينات مركبات بيضاء (ليوكوتبرين Leucopterin) وصفراء (اكسانثوتيرين Xanthopteri) وحمراء (إرثروتيرين Erythropterin) ويعتبر التيرين الأصفر هو أكثر التيرينات إنتشاراً . أما ق التيرينات مثل التيرين الحيوى Biopterin (الذى يتفلور فى الضوء فوق البنفسجى) فإنه لا يظهر لونه فى سوء النهار .

تعتبر التيرينات من الأصباغ الهامة فى الحشرات التابعة لرتبة حرشفية الأجنحة ، وينتشر الليوكوتيرين الاكسانثوتيرين فى أجنحة أبى دقيقات من عائلة Pieridae حيث يكملا تركيب اللون الأبيض . فى بعض أبى قيقات يرجع اللون الأصفر إلى التيرين الذهبى (الكريزوتيرين Chrysopterin) ويرجع لون الذكور الأكثر لمعانا ن إرتفاع تركيز هذه المادة ، أما اللون الأحمر فى أبى دقيق البرتقالى Orange - tip فإنه يرجع إلى وجود التيرين أحمر Erythropterin ، وتنتج الألوان الصفراء فى الحشرات التابعة لرتبة غشائية الأجنحة من الحبيبات البللورية تيرين الموجودة فى طبقة خلايا البشرة التى تغلف مساحات من النسيج غير النشط من الناحية الأيضية (شكل — ٥) .

تعتبر التيرينات أيضا من صبغات العين الهامة التى تحدث مع صبغات العين الأخرى (الأوموكرومات) فى لخلايا الصبغية الإضافية التى تفصل العوينات عن بعضها . ففى الدروسوفيلا أمكن عزل خمسة تيرينات من لعين : مركبان لونهما أصفر ويوجد مركب آخر أصفر يسمى أيزواكسانثوتيرين (isoxanthopterin) وله شعاعات ارجوانيه أما الاثنان الآخران فهما من التيرينات الحيوية ولهما اشعاعات زرقاء .

للتيرنيات أهمية أيضية كعوامل مساعدة للانزيمات المرتبطة ويزداد ارتباط هذه المواد بصبغات العين الأوموكرومات) لأنها تعمل أيضا كعوامل مساعدة للانزيمات التى تساعد على تخليق صبغة العين الأوموكروم) . ويحتمل أن يكون الفيتامين المسمى حمض الفوليك أحد مشتقات التيرينات .

٤ ــ ٣ ــ ٤ صبغات العين (الأموكرومات)

هذه الصبغات عبارة عن مجموعة من الصبغات المشتقة من الحمض الأمينى تريبتوفان من خلال مركب كينورينين Kynurenine ومركب ٣ ــ ايدروكسى كينورينين 3 - hydroxy kynurenine . وعن طريق تكاثف وتأكسد المركب الأخير تنتج صبغات العين أو الأوموكرومات .

NH$_2$ — CH — CH.COOH

تربتوفان

NH$_2$ — CO.CH$_2$.CH.COOH — NH$_2$

كينورينين

NH$_2$ — CO.CH$_2$.CH.COOH — NH$_2$ — OH

٣ ــ أيدروكسى كينورنيين

تفاعلات تكاثفية إلى أوموكرومات
مثل اكسانثوماتين

COOH — HCNH$_2$ — CH$_2$ — CO — HO — COOH — N — N — O — O

اكسانثوماتين

تتزامل عملية التكاثف مع إنتاج دوبا كوينون من دوبا ويستخدم فى ذلك نفس الأنزيم المستخدم فى تكوين الميلانين . ويعمل الدوبا كوينون كمستقبل للالكترونات ليحث عملية التكاثف (جلمور Gilmour عام ١٩٦٥) .

تنتشر صبغات العين (الأوموكرومات) انتشارا واسعاً كصبغات محجبة فى الخلايا الإضافية للعيون وتعمل على عزل العوينات عن بعضها .

تنتج الألوان الصفراء والحمراء والبُنّية للجسم من الأوموكرومات . كما يرجع اللون القرنفلى للحشرة الكاملة غير الناضجة للجراد الصحراوى إلى أوموكروم هو الروبين الحشرى Insetorubin الذى يتم تخليقه فى جدار الجسم

ينخفض ببطء فى كميته كلما تقدمت الحشرة فى العمر .ويرجع اللون الأحمر للرعاشات ومن المحتمل أيضا لوان الحمراء والبُنّية للرعاشات من عائلة Nymphalidae إلى الأوموكرومات ، بينما فى الرعاشات الزرقاء يدعم وموكروم البنى الداكن تكوين اللون المائل للزرقه .

قد تنتج الأوموكرمات أثناء تحليل وهضم البروتينات حيث توجد فى براز الجراد الجائع وفى السائل الذى يخرج القناة الهضمية عقب انسلاخ أبى دقيقات وفى عيون الدروسوفيلا ذات الطفرة القرمزية بعد التجويع . وعموما هناك نقص عادة فى الأوموكرومات فى هذه الطفرات .

٣ ــ ٥ البيرولات الرباعية

توجد مجموعتان أساسيتان من البيرولات الرباعية Tetrapyrroles هى : البورفيرينات والتى فيها تُشكل رولات حلقه .

H
N HN
H — — H
NH N
H

والبيلينات bilins التى تترتب على هيئة خط مستقيم البيرولات :

N — C — N — C — N — C — N
H H H H

ويسمى البورفيرين ذو ذره حديد فى مركزه باسم جزىء الهيم (Haem-)، وهو يشكل أساس نوعين من مركبات الهامة أولهما السيتوكرومات وثانيهما الهميوجلوبين . وفى كلتا الحالتين يرتبط جزىء الهيم بالبروتين .

تقدر جميع الحشرات على تخليق السيتوكرومات ذات الأهمية الضرورية فى التنفس ، وتختلف السيتوكرومات باختلاف أشكال مجاميع الهيم . وعادة توجد السيتوكرومات بكميات قليلة فقط وبالتالى فإنها لا تُنتج الوانا ، ولكن عند وجودها بتركيزات عالية كما فى عضلات الطيران فإنها تُنتج لونا بُنّيا يميل إلى الإحمرار .

يوجد قليل جدا من الحشرات التى تعيش تحت ظروف الضغوط المنخفضة من الأكسجين والتى تحتوى على هيموجلوبين ، وهذه الحشرات تتلون باللون الأحمر بواسطة صبغة تُرى من خلال الجليد الرقيق . فى يرقات

الهاموش *Chironomus* (من رتبة ثنائية الأجنحة) يوجد الهيموجلوبين فى محلول الدم بينما فى يرق *Gasterophilus* يوجد الهيموجلوبين فى الجسم الدهنى . وللهيموجلوبين وظيفة تنفسية .

قد تنتج البيلينات (البيليروبين والبيليفردين) من انفتاح حلقات البورفيرينات نتيجة عمليات الأكسدة . وم الناحية النموذجية فإن لون البيلينات أزرق أو أخضر . فى الهاموش تتراكم البيلينات من هيموجلوبين اليرقه فى الجـ الدهنى للحشرة الكاملة وتضفى على الذبابة حديثة الخروج من العذراء اللون الأخضر . وبالمثل فى حشرة رودنيـ *Rhodnius* حيث تصبح الخلايا حول القلبية Pericardial خضراء اللون ، ويرجع ذلك إلى تراكم البيلينات المشتـ من الهيموجلوبين المهضوم .

عادة يوجد الميزو بيليفردين مرتبطا بالبروتين ويشترك مع أشباه الكاروتين ذى اللون الأصفر لينتج اللو الأخضر المعروف فى كثير من الحشرات .

٤ ــ ٣ ــ ٦ صبغات الكينون

تقع صبغات الكينون Quinone فى مجموعتين : الانثراكينونات (Anthraquinones) ، الأفينا (Aphins .

تتكون الأنثراكينونات من تكاثف ثلاث حلقات بنزين وثلاثة من الصبغات كل واحدة تتكون بواسـ حشرات مختلفة من عائلة Coccidae وهذه الصبغات لها أهمية لاستعمالها كصبغات تجارية . وأكثر الصبغات معر هى تلك التى بعد تنقيتها تسمى حمض الكارمينيك Carminic .

حمض الكارمينيك

توجد الصبغة المشتقة من الطعام النباتى *Opuntia copccinellifera* على هيئة كريات من البيض وفى الجـ الدهنى للأنثى وتشكل نسبة تصل إلى ٥٠٪ من وزن الجسم . أما الذكر فإنه يحتوى على نسبة أقل من هذ الصبغة .

الأفينات عبارة عن صبغات الكينون ولها نواة مكونة من سبعة حلقات بنزين متكاثفة وتوجد فى هيمولمف الـ بتركيزات عالية أحياناً وتسبب اللون القرمزى أو الأسود لجميع جسم الحشرة . وتوجد سلسلتان من الأفينا واحدة فى حشرات المن *Aphis* والثانية خاصة بالحشرات التابعة لجنس *Tuberolachnus* .

٣ ـ ٧ الفلافونات (الانثوكسانثينات)

هى عبارة عن صبغات نباتية توجد فى قليل من الحشرات ، وهى المسؤولة عن اللون الأحمر فى البق *Leptoco* ، *Lygaeus* كما توجد أيضا فى الحشرات التابعة لرتبة حرشفية الأجنحة . ويرجع اللون الأصفر لأبى ق الأبيض المعرق Marbled white butterfly الى الفلافون الذى تتحصل عليه الحشرة من الحشيشة *Dactylis glomera* التى تتناولها كطعام . أما الأنثوسيانينات (Anthocyanins) المسؤولة عن الوان كثير من النباتات ها لم تعرف فى الحشرات .

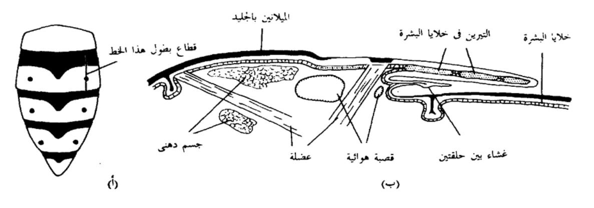
٣ ـ ٨ تمييز أفراد النوع الواحد

فى بعض الحشرات يكون اللون هاما فى تمييز أحد الجنسين عن الآخر ، فمثلا يستجيب ذكر *Hypolimans misippi* (من رتبة حرشفية الأجنحة) للون البنى لأجنحة الأنثى بمطاردتها ولكن تثبط هذه الاستجابة عند جود اللون الأبيض فى الأجنحة (ستريد Stride عام ١٩٧٥) . ومعروف أن اللون يؤدى إلى نفس الاستجابة حشرات أخرى .

تبدى بعض الرعاشات سلوكا خاصا بموطنها . فالذكر فى موطنه الأصلى يطارد الذكور الأخرى من نفس النوع ستعمل اشارات التهديد فى هذا السلوك من جانب الذكر . فمثلا يرفع ذكر *Plathemis lydia* بطنه وبالتالى رض سطحة العلوى الأزرق للذكور الأخرى وهى اشارات تهديد لهم . أما فى وجود الأنثى فإن بطن الذكر ط وتعود إلى وضعها الطبيعى (كوربت ، لونج فيلد ، مور Corbet & longfield & Moore عام ١٩٦٠) .

٣ ـ ٩ الإخراج التخزينى

تعتبر بعض الصبغات منتجات لمخلفات أيضية وبالتالى فإن تراكمها داخل الجسم يعتبر شكلا من أشكال خراج التخزينى فمثلا قد تُشتق التيرينات من البيورينات مثل حمض اليوريك . وبالمثل فإن إنتاج الميلانين قد يعتبر ريقة للتخلص من الفينولات السامة الناتجة عن عمليات الأيض . ومن المهم معرفة أن الميلانين يمكن انتاجه عادة الأنسجة النشطة فى عمليات الأيض مثل العضلات . (شكل ٤ ـ ٥) .



شكل (٤ ـ ٥) : توزيع الصبغات على بعض الزنبور *Vespa* (أ) ، وقطاع طولى خلال المنطقة الظهرية والأنسجة المرتبطة بهما مبينا توزيع الصبغات (ب) . (عن ويجلسورث Wigglesworth عام ١٩٦٥) .

القسم الثانى

الصدر والحركة

The thorax and movement

الفصل الخامس
حركة الأجنحة والتحكم فيها

MOVEMENT AND CONTROL OF THE WINGS

سبق أن تناولنا دراسة الأجنحة من حيث ظهورها وتركيبها وتحوراتها وتشابكها مع الصدر والعضلات المتصلة بها (أنظر الجزء الأول ــ الفصل العاشر ــ صفحات ١٣٨ ــ ١٥٤) ، كما تناولنا بالدراسة تركيب العضلات وطاقة الأنقباض العضلى (أنظر الجزء الأول ــ الفصل الحادى عشر ــ صفحات ١٥٥ ــ ١٦١) . وفى هذا لفصل سوف تُركز الدراسة على حركة الأجنحة والتحكم فيها .

تطير الحشرات نتيجة ضربات أجنحتها لأعلى ولأسفل ، ويعرف فقط القليل من الأنواع الكبيرة التى تنزلق لأى مسافة خلال فترة ما بين ضربات الأجنحة . وللآن لا يعرف إلا القليل عن طيران الحشرات الصغيرة جدا وقد تختلف تماما عن الأساسيات المعروفة عن طيران الحشرات (أنظر هوريدج **Horridge** عام ١٩٥٦ ، برينجل **Pringle** عام ١٩٥٧) .

تنتج بعض حركات الأجنحة من عضلات مرتبطة مباشرة بقاعدة الجناح ، ولكن تنتج الحركات الأخرى من العضلات الموجودة بالصدر والتى لا تتصل مباشرة بالأجنحة والمسماه بالعضلات غير المباشرة .

فى بعض الحشرات مثل تلك التى تتبع رتبة ثنائية الأجنحة تنتج جميع الحركات الجناحية من العضلات غير المباشرة ، ويساعد هذه الحركات مرونة مفاصل الجناح . ومن عضلات الطيران والصدر نفسه ومرونته تنتج ضربات الأجنحة التى تحدث بصورة تلقائية فى أوضاع عليا وسفلى بعد أن تكون العضلات قد جذبت هذه الأجنحة إلى الوضع الذى تكون فيه غير ثابتة .

يختلف التردد الذى تهتز به الأجنحة أثناء الطيران . ففى بعض الحشرات ذات التردد المنخفض لضربات الجناح ، تنتج كل دورة من سيال عصبى حيث تقع العضلات تحت تأثير المحاور العصبية . ويتأثر التذبذب الأساسي بمقدار الطاقة من أعضاء الحس المحيطية . فى الحشرات التابعة لرتبتى عشائية وثنائية الأجنحة (والتى فيها يصل معدل اهتزاز الأجنحة إلى أعلى من ١٠٠ دورة فى الثانية) لا توجد علاقة مباشرة بين المنبهات العصبية والانقباض العضلى . ويحافظ التدفق المستمر للسيالات العصبية على بقاء العضلات فى حالة نشاط .

عادة ، عندما تلامس الحشرة الأرض فإن نشاط الخلايا العصبية المتحكمة فى الطيران يتم تثبيطها ، وعندما يفقد الرسغ لمس الوسط الذى يقف عليه فإن هذا التثبيط يزول . أثناء الطيران تميل الحشرة إلى الانحراف عن مسارها المستقيم ولكن الميكانيكية الحسية المحيطية تقدر على تصحيح هذا الانحراف .

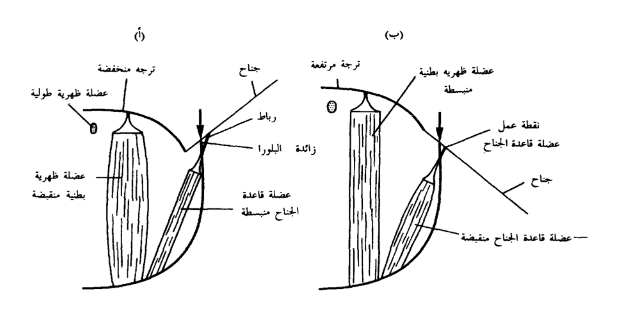
٥ ــ ١ حركات الأجنحة Movement of the wings

تنتج حركات الأجنحة لأعلى ولأسفل من العضلات الجناحية المباشرة وغير المباشرة ومن مرونة الصدر وقاعدة الجناح .

٥ ــ ١ ــ ١ الحركات الناتجة من العضلات

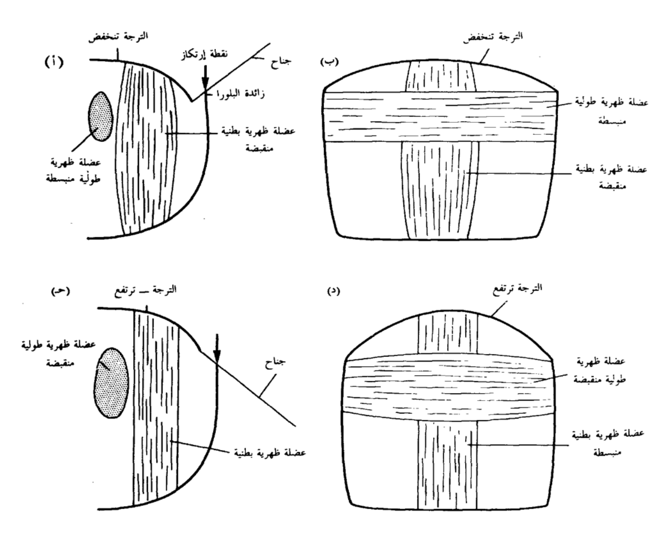
فى جميع الحشرات تنتج حركة الجناح لأعلى من العضلات الظهرية البطنية غير المباشرة والمنغمسة فى ترجة الحلقة التى تحمل الجناح . عند الانقباض تجذب هذه العضلات الترجه لأسفل حيث تتحرك نقطة تمفصل الجناح مع الصدر إلى أسفل . وهذا التأثير يعمل على حركة غشاء الجناح لأعلى مع زائدة البلورا حيث يعمل كنقطة إرتكاز (شكلى ٥ ــ ١ أ ، ٥ ــ ٢ أ) . ولا تكون العضلات المنتجة لهذه الحركة متجانسة دائما . فى كثير من الحشرات تخرج هذه العضلات من الإسترنة أو من الحرقفات ، ولكن فى بعض الحشرات مثل تلك التى تتبع عائلة Psyllidae تكون العضلات الترجية الاسترنية صغيرة ويحل محلها من الناحية الوظيفية العضلات الظهرية المائلة التى تعمل على رفع الجناح .

تنتج حركة الجناح لأسفل فى الحشرات التابعة لرتبة الرعاشات ولعائلة الصراصير من العضلات المباشرة التى تنغمس فى الصُّلبية الجناحية القاعدية والصُّلبية تحت الجناحية وترتبط هذه العضلات مع الصُّلبيات الإبطية بواسطة روابط Ligaments (أنظر شكل ٥ ــ ١) . ولذلك فإن انقباض هذه العضلات يمارس جهدا على الأجنحة خارج نقطة إرتكاز الزائدة البلورية وبذلك تدفع الأجنحة لأسفل (شكل ٥ ــ ٢ ب) .



شكل (٥ ــ ١) : رسم تخطيطى يبين قطاعاً عرضيا فى الصدر وحركات الجناح فى حشرة مثل الرعاش حيث تسبب عضلات الجناح المباشرة انخفاض الأجنحة .

فى الحشرات التابعة لرتبتى ثنائية وغشائية الأجنحة تنتج حركة الأجنحة لأسفل بواسطة العضلات الظهرية الطولية غير المباشرة . ولأن ظهر الحلقة الصدرية المجنحة يظهر على هيئة صفيحة غير متقطعة (بدون اتصالات غشائية) فإن انقباض العضلات الظهرية الطولية لا ينتج عنها حركات تلسكوبية للحلقات كما يحدث فى البطن . وبدلا من ذلك يصبح مركز الترجة منحنيا لأعلى (شكل ٥ — ٢ د) ولذلك يتحرك التمفصل الترجى للجناح لأعلى أيضا ويخفق غشاء الجناح لأسفل شكل (٥ — ٢ ج) . وفى نفس الوقت تصبح الزائدة الظهرية الأمامية والزائدة الظهرية الخلفية متقاربتين بسبب تمفصل الصُّفَيْحَة الظهرية Scutellum مع الصفيحة الظهرية Scutum (أنظر شكل ٥ — ٥) وهذا يساعد أيضا فى حركة الجناح (برينجل عام ١٩٥٧) .



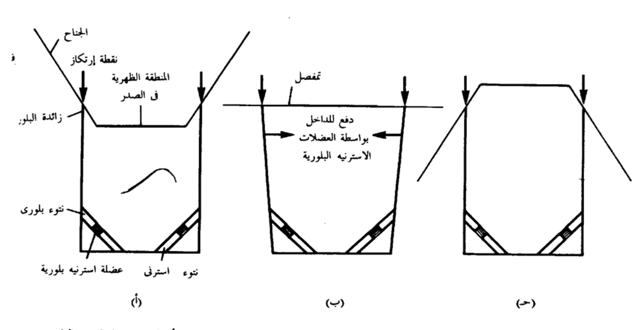
شكل (٥ — ٢) : رسم تخطيطى يبين حركات الأجنحة فى حشرة مثل الذبابة والتى فيها تكون الحركة لأعلى ولأسفل للأجنحة عن طريق العضلات غير المباشرة ، (أ) ، (جـ) قطاعان عرضيان فى الصدر ، (ب) ، (د) أشكال للحلقات المتصل بها أجنحة من الداخل . لاحظ الدور الذى تقوم به العضلات الظهرية الطولية .

فى الحشرات التابعة لرتبتى غمدية ومستقيمة الأجنحة تنتج حركة الجناح لأسفل بواسطة العضلات المباشرة وغير المباشرة ، وهاتان المجموعتان من العضلات تعملان معا .

يخرج عدد من العضلات المحركة للأجنحة من الحرقفة ، وهذه الأخيرة لها القدرة على الحركة . وعندما تتحرك هذه العضلات فإنه يمكن تحديد ما اذا كانت الأرجل أو الأجنحة هى التى ستتأثر وذلك بواسطة وضع الزوائد ؛ فإذا كانت الأجنحة منطوية فإن العضلات تُحرك الأرجل ولكن عند الطيران تتحرك الأجنحة فقط .

٥ ــ ١ ــ ٢ الحركة الناتجة عن المرونة

فى الجراد الصحراوى (من رتبة مستقيمة الأجنحة) ومن المحتمل فى حشرات أخرى تخزن كثير من الطاقة المستخدمة فى البدء فى الطيران كطاقة مرنة لاستعمالها فى عملية الهبوط ، ذلك لأن قوى الديناميكية الهوائية الناتجة فى هذا الوقت تعمل فى نفس الاتجاه مع حركة الجناح وبالتالى تساعده على الحركة ، وتكون النتيجة أن العضلات يمكنها التغلب على قوى القصور الذاتى للجناح ومرونة قاعدة الجناح ، وتخزن حوالى ٨٦٪ من الطاقة الناتجة لإستعمالها فى عملية الهبوط .

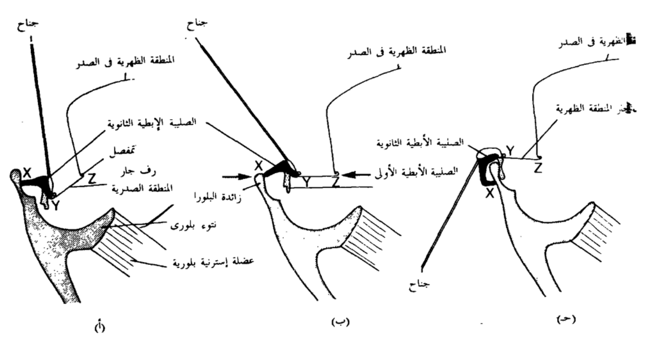


شكل (٥ ــ ٣) : شكل تخطيطى لقطاع عرضى فى صدر حشرة يوضح انحراف الصدر الناتج عن حركة الجناح (أ) الجناح ثابت فى الوضع العلوى ، (ب) عدم الثبات فى الوضع الذى يرجع الى الدفع للداخل بواسطة العضلات الاسترنية البلورية ، (جـ) الجناح ثابت فى الوضع السفلى .

وتنتج مرونة الجهز من التمفصل الجناحى الأساسى وتكون خواص المرونة كاملة وبالتالى تمتص أقل من ٣٪ من الطاقة الممنوحة لها عندما يمتد الجناح فى حركته لأعلى ، أما الطاقة المتبقية فإنها تصبح متاحة لجذب الجناح لأسفل .

وتعتبر مرونة عضلات الطيران هامة أيضا ، وتتميز هذه العضلات بمقاومتها العالية للتمدد والانبساط بمقارنتها العضلات الأخرى ويرجع ذلك إلى صفات المرونة للنظام الانقباضى ، ويضيف غلاف العضلة الخارجى قليل من لرونة للعضلات (بوشتال وآخرون *Buchthal et al.* عام ١٩٥٧) .

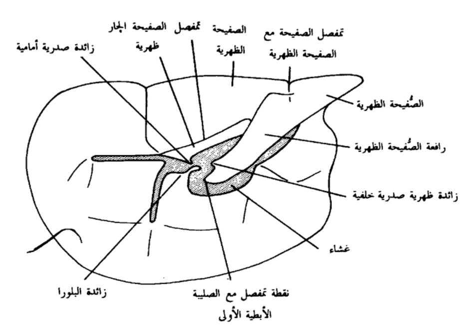
انقباض عضلات الطيران غير المباشرة تعمل على انحراف الصدر وبالتالى فإن صفات المرونة الخاصة بالصدر شكل تعتبر عوامل معنوية فى طيران الأجنحة . والشكل التخطيطى رقم ٥ — ٤ يبين الطريقة التى فيها تستخدم حركة الأجنحة الحركة الجانبية لجدار الصدر . وهذه الحركة يمكن أن تقاوم بواسطة مرونة الصدر التى ترجع ساسا إلى التمفصل الاسترنى البلورى وإلى حد بسيط إلى التمفصل الترجى البلورى . فى الحلقة الصدرية الوسطى لحشرات التابعة لرتبة غمدية الأجنحة وفى الحلقة الصدرية الخلفية للحشرات التابعة لرتبة غشائية الأجنحة تلتحم لنتوءات البلورية والاسترنية ولذلك توجد صلابة ملحوظة وثابتة على جانبى الصدر ، ولكن فى الحشرات الأخرى ترتبط النتوءات بعضلة ولذلك يوجد ضغط متبادل وعن طريقه يمكن تنظيم الصلابة الجانبية للصدر .



شكل (٥ — ٤) : رسم تخطيطى يبين قطاعا فى قاعدة جناح ذبابة ويوضح ميكانيكية حركة الجناح (أ) الجناح ثابت فى الوضع العلوى ، (ب) عدم الثبات الوضع مع وجود نظام XYZ فى خط مستقيم ، (جـ) الجناح ثابت فى الوضع السفلى .

نتيجة لهذه الصلابة الجانبية يصبح وضع الأجنحة غير ثابت فى حالة ضربات الجناح العالية وتعود الأجنحة تلقائيا إما إلى تمام علوها أو إلى تمام هبوطها (شكل ٥ — ٤) وهذا الوضع الأخير يعتبر الوضع الوحيد الثابت . مما سبق يتضح أنه أثناء الطيران تتحرك الأجنحة بواسطة العضلات إلى الوضع الأقصى من عدم الثبات (شكل ٥ — ٤ ب) ، ثم تنشط للوضع الأعلى أو للوضع الأسفل كنتيجة لمرونة الصدر ويطلق على هذا الترتيب اسم ميكانيكية التلاؤم » .

فى أى حشرة من الحشرات يكون تمفصل الجناح أكثر تعقيدا من ذلك الموضح فى الرسوم التخطيطية ولكن طريقة العمل أساسا واحدة . ففى ذبابة اللحم *Sarchophaga* (التابعة لرتبة ثنائية الأجنحة) تنتج العضلة الظهرية البطنية والعضلة الظهرية الطولية (وهما من عضلات الطيران غير المباشرة) تمدد جانبى للصفيحة الظهرية وتبذلان قوى للخارج بينما تنجذب الزائدة البلورية للداخل بواسطة العضلة الاسترنية البلورية ولذلك فإن النظام س ص ع (x y z) فى شكل ٥ ــ ٥ يصل إلى درجة الثبات فقط عند النهايات الطرفية لحركة الجناح (شكل ٥ ــ ٥ أ ، ج) .



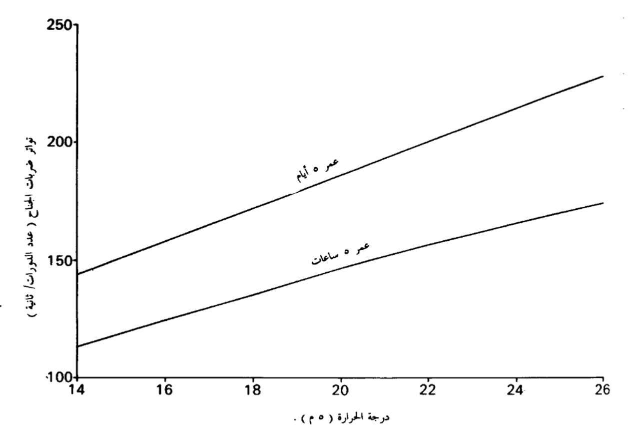
شكل (٥ ــ ٥) : منظر جانبى للصدر فى ذبابة اللحم من جنس *Sarcophga* (عن برينجل Pringle عام ١٩٥٧) .

إن انقباض العضلات الظهرية الطولية فى ذبابة اللحم *Sarcophaga* يُخفض الصُّفَيْحَة التى تتمفصل مع الصحفية الظهرية . وهذا يرفع النهاية الأمامية للرافعة الصُّفَيْحيَّة التى تخرج من جانب الصُّفَيْحة (شكل ٥ ــ ٦) ، وهذه تدفع الصُّلَيْبة الإبطية الأولى لأعلى إلى أن تصل إلى وضع عدم الثبات (شكل ٥ ــ ٥ ب) عندما تُسبب القوى المبذولة عند س ، ع (x & z) تعديل وضع الجناح إلى الوضع الثابت السفلى (شكل ٥ ــ ٥ ج) . عند رفع الأجنحة تجذب الرافعة الصُّفَيْحِيَّه الصُّلَيْبه الأبطية الأولى لأسفل الى الوضع الأقصى لعدم الثبات ثم تحدث ميكانيكية التلاؤم ذاتيا وقد شوهدت هذه الميكانيكية فى الحشرات التابعة لرتب مستقيمة وثنائية وغمدية الأجنحة ومن الممكن فى الحشرات التابعة لرتبة الرعاشات .

٥ ــ ١ ــ ٣ تردد ضربات الجناح

يختلف تردد اهتزازات الأجنحة باختلاف الحشرات ، ففى أبى دقيقات تتراوح تردد ضربات الجناح بين ٤ ــ ٢٠ ضربه / ثانية ويتراوح فى الجراد الصحراوى إلى ١٥ ــ ٢٠ ضربة / ثانية بينما فى نحل العسل والذباب

المنزلى يصل التردد إلى حوالى ١٩٠ ضربة / ثانية . وقد وجد أن معدل ضربات الجناح فى حشرة ***Forcipomyia*** (وهى حشرة صغيرة جدا تابعة لرتبة ثنائية الأجنحة) يصل إلى حوالى ١٠٠٠ ضربة فى الثانية .

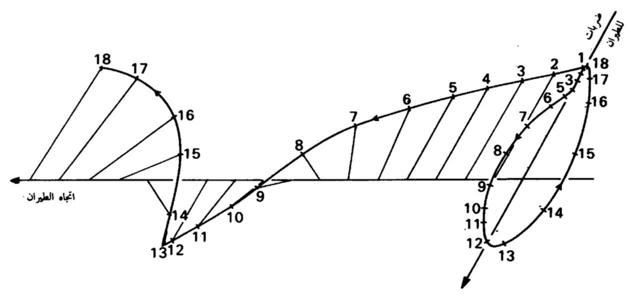


شكل ٥ ــ ٦ : أختلاف تواتر ضربات الجناح فى ذبابة الدروسوفيلا نتيجة العمر ودرجة الحرارة (عن تشادويك Chadwick عام ١٩٥٣ ــ أ) .

ترتبط معدلات ضربات الجناح المنخفضة (٣٠ ضربة فى الثانية فأقل) بعضلات الطيران الانبوبية أو الحزمية المترابطة التى تُظهر علاقة ١:١ مع التزويد بالطاقة العصبية ؛ فكل سيال عصبى يُنتج انقباض عضلى واحد . أما فى حالة معدلات ضربات الجناح العالية فلا ينطبق ما سبق عليها ؛ فمعدلات ضربات الأجنحة هنا ترتبط بعضلات الطيران اللويفية والتى فيها يؤدى سيال عصبى واحد إلى حدوث انقباضات عضلية متتالية . وهذه الانقباضات تعتبر عضلية المنشأ ويعتمد التردد الذى تهتز به الأجنحة فى هذه الحالة على التواتر الطبيعى للصدر وعضلاته .

ويختلف معدل ضربات الجناح حتى بين أفراد النوع الواحد من الحشرات حيث يكون عاليا عموما فى الأفراد صغيرة الحجم ، كما يكون هذا المعدل أكبر فى الذكر عن الأنثى ولو أن ذلك يعكس تأثير حجم الحشرة حيث تكون الذكور أصغر حجما من الإناث . ويختلف معدل ضربات الجناح أيضا بإختلاف عمر الحشرة حيث يكون

أعلى فى الحشرات المسنة (شكل ٥ ــ ٧) ، كما ينخفض هذا المعدل عندما تصبح الحشرة متعبه أو ومُجْهَدة . وقد وجد فى حشرة الدروسوفيلا (من رتبة ثنائية الأجنحة) أن معدل ضربات الجناح يزداد بارتفاع درجة الحرارة (شكل ٥ ــ ٧) ولكن فى الحشرات التابعة لرتبة غشائية الأجنحة لا يظهر تأثير الحرارة على هذا المعدل . ويكون معدل ضربات الجناح فى الجراد الصحراوى ثابتا عند الطيران العادى على درجة حرارة تتراوح ما بين ٢٥ ، ٣٥° م ولكنه يتغيُر عند ارتفاع أو انخفاض درجة الحرارة عن هذا المدى .



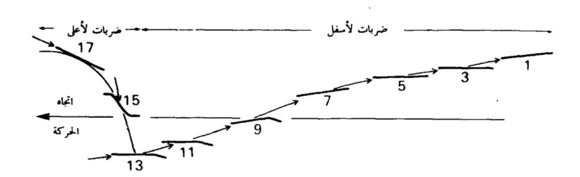
شكل (٥ ــ ٧) : حركة ضربات الجناح الأمامى فى الجراد من جنس *Schistocerca* الناحية اليمنى توضح أن الحركة تتناسب مع جسم الحشرة ، بينما المنحنى غير المنتظم يوضح طريق ضربات الجناح عندما تتحرك الحشرة خلال الهواء . وتبين الأرقام أوضاع الجناح على فترات منتظمة خلال ضرباته ، أما الخط الذى يربط طريق ضربات الجناح ومحور الطيران فيبين الزاوية التى يعملها المحور الطولى مع الجسم على فترات مختلفة من الضربات .

يتم التحكم فى ضربات الجناح إلى حد ما ، وفى الجراد الصحراوى يستعمل التردد العالى للأجنحة لزيادة علو الحشرة ، وهذا يتضمن معدل عال من طاقة الأعصاب إلى العضلات المحركة للأجنحة ، ولكن فى الحشرات التابعة لرتبة ثنائية الأجنحة يمكن أن يتحور التردد بواسطة تبادلات الضغط للعضلات المختلفة مثل العضلات الاسترنية البلورية التى تبدل التردد الطبيعى للصدر .

لا تتحرك الأجنحة عند السرعة الثابتة أثناء الطيران ، ويلاحظ أن حركة الأجنحة لأسفل تكون أكثر بطءاً من حركة الأجنحة لأعلى (أنظر شكل ٥ ــ ٨) .

٤ ــ ١ ــ ٤ ضربات الطيران

لا تؤدى الأجنحة حركات لأعلى ولأسفل بسيطة ولكن فى كل دورة اهتزازية فإنها تتحرك أيضا إلى الخلف وإلى الأمام الى حد ما . وكنتيجة لذلك فإن قمة الجناح الأمامى للجراد الصحراوى تتحرك فى قطع ناقص بالنسبة للجسم (شكل ٥ ــ ٨) وتتحرك للأمام ولأسفل عند ضربة الجناح لأسفل ، وتتحرك لأعلى وللخلف عند ضربة الجناح لأعلى . وفى بعض الحشرات الأخرى مثل النحل والذباب ترسم قمة الجناح شكل حرف 8 بالنسبة للجسم . وعندما تتحرك الحشرة فإن طريق قمة الجناح فى الهواء يعتبر طريقا غير منتظما .



شكل (٥ ــ ٨) : التغيرات فى اهتزازات القطاع الأوسط من الجناح الأمامى للجراد الصحراوى من جنس *Schistocerca* فى حالة عمل ضربة منفردة . لاحظ أن الخطوط القصيرة تمثل الاتجاه النسبى للريح والأرقام الموجودة تقابل تلك التى توجد فى شكل ٥ ــ ٧ .

تكون ضربات الجناح أثناء الطيران فى الجراد الصحراوى ثابتة تقريبا حيث تعمل زاوية مقدارها ٣٠° بالنسبة للمحور الطولى للجسم .

٤ ــ ١ ــ ٥ مدى (نطاق) ضربة الجناح

يختلف مدى ضربة الجناح من نوع لآخر من الحشرات ، ويصل هذا المدى فى حشرة *Aeschna* (من رتبة الرعاشات) إلى حوالى ٧٠° بينما يصل فى *Lucanus* (من رتبة غمدية الأجنحة) إلى ١٦٠° . أما فى الجراد الصحراوى حيث لا ترتبط الأجنحة تشريحيا يتراوح هذا المدى للجناح الأمامى ما بين ٦٠ ، ٧٠° بينما يصل إلى ١١٠° للجناح الخلفى . وهذا الاختلاف فى مدى ضربة الجناح على جانبى الجسم قد يستغل فى توجيه الحشرة ، حيث تدور الحشرة من ناحية الجانب ذو المدى الأكبر . وقد يرتبط انخفاض المدى مع ارتفاع معدل ضربات الجناح .

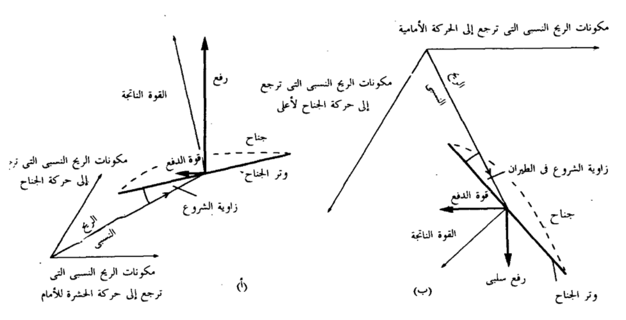
٤ ــ ١ ــ ٦ إهتزاز الجناح

بالاضافة إلى الاختلافات فى شكل ضربة الجناح ، يمكن أن يهتز الجناح بطرق مختلفة وبأساليب مختلفة . فى كثير من الحشرات تنتج الاهتزازات من عضلتين من عضلات الطيران المباشرة ؛ العضلة القاعدية التى تدير الجناح بحيث

يُصبح السطح البطنى مواجه للناحية السفلى بجذب الحافة الأمامية ، والعضلة تحت الجناحية والتى تسمى العضـ
الباطحة والتى تجعل السطح البطنى فى مواجهة الناحية الأمامية وفى اتجاه مائل وذلك يجذب الحافة الخلفية لأسفل
وحيث أن هذه العضلات تعمل أيضا كعضلات مباشرة خافضة للجناح فإنها تنشط فقط خلال ضربة الجناـ
لأسفل ويحدد التوازن بينها درجة دوران الجناح . بالاضافة إلى ما سبق يوجد بعض الشد على الجناح نتيجة قابليـ
للثنى . خلال ضربة الجناح لأعلى تصبح العضلات المباشرة غير نشطة .

وفى ذبابة اللحم *Sarcophaga* تنتج اهتزازات الأجنحة من الحركات النسبية للصُّليبتين الإبطيتين الأولى والثانـ
(برينجل Pringle عام ١٩٥٧) .

تؤدى الأجنحة تغيرات اهتزازية متتابعة ومنتظمة وتدور دورات كاملة (شكل ٥ ــ ٩) .



شكل (٥ ــ ٩) : رسم توضيحى يبين القوى المؤثرة عند نقطة وسيطة فى الجناح أثناء ضربات الجناح المختلفة فى الوضعين ١٥،٧ من شكل ٥ ــ ٨ (أ) ضربات لأسفل مع وجود زاوية شروع فى الطيران موجبة ، (ب) ضربات لأعلى مع وجود زاوية شروع فى الطيران سالبة . طول الخطوط لا تعـ القوى المبذولة .

٥ ــ ٢ التحكم فى ضربات الجناح Control of wingbeat

٥ ــ ٢ ــ ١ بدء حركات الجناح

فى معظم الحشرات تبدأ الأجنحة فى الإهتزاز نتيجة فقد تلامس رسغها للوسط الذى تقف عليه ويحدث ذلك فـ
الجراد عندما تقفز الحشرة فى الهواء ، وعندما تلامس الأرجل الأرض فإن حركات الجناح تثبط . ومن المحتمل أ
تأثير ملامسة الأرض يظهر من خلال فعل المستقبلات الذاتية الموجودة بالأرجل . وقد تبدأ الأجنحة فى الإهتز
نتيجة منبهات أخرى مختلفة .

٥ ـــ ٢ ـــ ٢ المحافظة على حركات الجناح

يعتبر فقد تلامس الرسغ للأرض كافيا للمحافظة على حركة أجنحة الدروسوفيلا وعلى بدء حركات الجناح ، ولكن فى معظم الحشرات الأخرى تقف عملية الطيران حالا إلا إذا وصلت منبهات لاحقه . فسرعة الرياح التى تصل إلى ٢ متر / ثانية فقط تعتبر كافية للمحافظة على حركات جناح الجراد الصحراوى . وحيث أن هذه السرعة تعتبر أقل من سرعة طيران الحشرة فإن الرياح الناتجة أثناء الطيران من مقاومة الهواء تعتبر منبه كافى لاستمرار الطيران . وتحس الحشرة بحركة الهواء بواسطة شعيرات على علبة الرأس كما فى الجراد وبحركات العقلة الثالثة لقرن الاستشعار بالنسبة للعقلة الثانية كما فى الحشرات التابعة لرتبة ثنائية الأجنحة . والحالة الأخيرة قد تتضمن أيضا عضو جونسون (هولليك Hollick عام ١٩٤١) .

ينتج عن هذه المنبهات أيضا شروع فى رفع الأرجل لأعلى لتصبح ممتدة وقريبة من الجسم فى وضع مميز لهذه الأرجل أثناء الطيران ، فقد وجد أن تنبيه الشعيرات الموجودة على علبة رأس الجراد يسبب تغير فى وضع الأرجل الأمامية لتصبح فى وضع الطيران ، ويحدث ذلك أيضا فى الأرجل الخلفية فقط عندما تنبه الشعيرات الحسية الموجودة عند قاعدة الجناح بواسطة حركات الجناح الاهتزازية .

أما فى الحشرات التابعة لرتبة ثنائية الأجنحة فإن أرجلها تصبح فى وضع الطيران عندما تنبه قرون استشعارها أثناء الطيران .

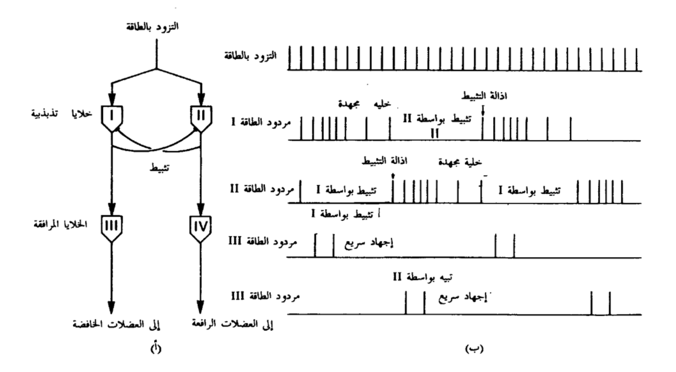
٥ ـــ ٢ ـــ ٣ التحكم العصبى فى حركات الأجنحة

يحدث الإيقاع الأساسى للإنقباضات العضلية المختصة بالطيران فى الجراد واستمرار هذا الإيقاع فى غياب السيالات العصبية من المستقبلات المحيطية ولا يوجد مركز فى الجهاز العصبى يختص بالتحكم فى الطيران .

ومن المحتمل أن ينتج التذبذب الأساسى من الصفات الخاصة بالأعصاب المحركة التى تزود بها العضلات . وأساسا يُفترض أن أعصاب عضلتين متضادتين يثبط أحدهم الآخر (شكل ٥ ـــ ١٠) فيكون عصب ما فى البداية هو المسيطر ولكنه لا يلبث أن يتعب ويُجهد ثم يُكبت نشاطه بواسطة العصب المضاد له ، وهذا الأخير لا يثبت أن يُجهَد وبالتالى يُصبح العصب الأول مسيطرا مرة أخرى (شكل ٥ ـــ ١٠ ب) . وقد أظهرت التجارب العملية أن مثل هذا التثبيط المتبادل البسيط لا يمكن ملاحظته فى نموذج الطيران والذى فيه يصل لكل وحدة عضلية سيال عصبى أو سيالين فى كل دورة وعلى فترات زمنية طويلة بين كل مجموعة سيالات والأخرى .

بغض النظر عن تعقيد حركات الطيران فى الجراد فإن كل عضلة من العضلات المستخدمة تضم عدداً قليلا من الوحدات ؛ فمثلا تحتوى العضلة الجناحية القاعدية الأولى على وحدة واحدة فقط بينما تحتوى العضلة تحت الجناحية على وحدتين عضليتين ، ولكل وحدة ليفتها العصبية المحركة الخاصة بها وبالتالى يمكن أن تعمل مستقلة عن باقى الوحدات .

يمكن للجهد المبذول بواسطة العضلة أن يزداد إما بزيادة عدد الوحدات العضلية النشطة أو بزيادة قوة الشد المبذولة بواسطة كل وحدة .



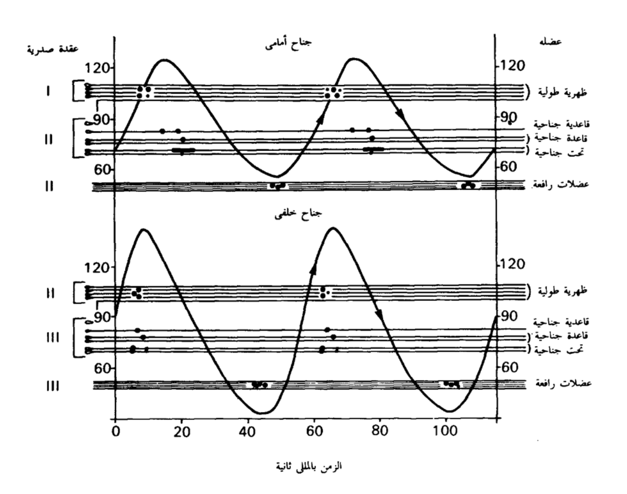
شكل (٥ — ١٠): (أ) فرض ترتيب الخلايا العصبية المحركة التى تعد للنشاط الملحوظ فى طيران الجراد (ب) النشاط المفترض للخلايا الموجودة فى (أ). كل خط رأسى يمثل سيال عصبى التزود بالطاقة قد يكون منتظما أو غير منتظم .

بالرغم أن وحدات عضلات الطيران تُغذّى عصبيا بمحاور عصبية سريعة فقط ، فإنها تسبب انقباضا أكثر قوة إذا نُبهت بسيال عصبى واحد ، وإذا نبهت بسيالين عصبيين يلى الواحد الآخر مباشرة فإن الزمن الذى يقع بين السياليين يمكن أن يُحدد بواسطة فترة الانعكاس النسبى للعصب والغشاء العضلى (ويلسون Wilson عام ١٩٦٤) ، وينتقل السيال من العصب للعضلة بهذه الطريقة بغض النظر عن قانون الكل أو اللاشىء الخاص بالجهاز العصبى . وعندما تُنتج الحشرة قوى صعود منخفضة فإن العضلة الجناحية الثانية وبعض وحدات العضلة الظهرية الطولية للجناح الخلفى قد تكون غير نشطة ، فى حين أنه عند انتاج قوى رفع عالية فإن كل الوحدات العضلية تعمل وتزداد القوى المبذولة بواسطة الوحدات الفردية التى تنبه بأعصاب محركة مزدوجة (شكل ٥ — ١١) .

فى حالة العضلة الواحدة (مثل العضلة تحت الجناحية للحلقة الصدرية الوسطى) تنبه هذه العضلة بعصب محرك وعلى فترات زمنية مختلفة ، وهذه العضلة هى المسببة لتذبذب الجناح الأمامى وتتحكم فى الصعود (ويلسون ، ويس — فوخ Weis - Fogh عام ١٩٦٢ & ويلسون Wilson عام ١٩٦٢) .

تختلف مشكلة التحكم فى ضربات الأجنحة باختلاف الحشرات والتى فيها تكون هذه الضربات ذات منشأ عضلى ، وهنا يجب أن تعمل العضلات فى تتابع دقيق ولكن هذا التتابع لا يرتبط مباشرة بالطاقة العصبية ولا يتوافق

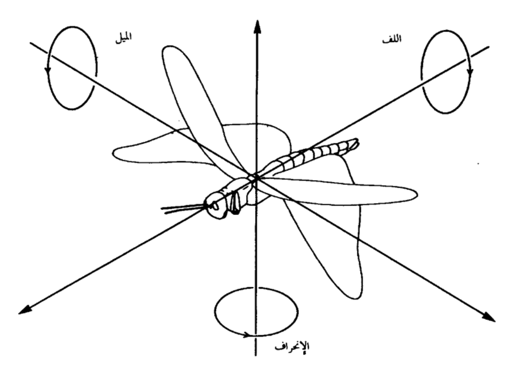
توقيت التنبية العصبى الحركى مع الحالة الخاصة لدورة ضربات الأجنحة . وتعمل الطاقة العصبية المؤثرة على عضلات الطيران كمنبة عام يحافظ على الانقباضات العضلية . تمارس العضلات عملية التحكم فى الحركات وذلك عن طريق التحكم فى الصفات الميكانيكية للصدر ؛ فزيادة التصلب الجانبى للصدر ينتج عنه زيادة تواتر ضربات الجناح بينما قلة التصلب تؤدى إلى انخفاض التواتر . ويعتبر هذا التحكم غير ضرورى اذا ما رحلت الحشرة لمسافة قصيرة .



شكل (٥ ــ ١١) : شكل يوضح توقيت وصول الأوامر العصبية من الخلايا المحركة لعضلات الطيران الموجودة بالأجنحة الأمامية والخلفية وارتباطها بدورة ضربات الجناح . يظهر كل نيورون بخط أفقى من منشأة عصبية موجودة بالناحية اليسرى على الرسم . كل نقطة على الخط تبين سيال عصبى يحدث فى ذاك الوقت . أما النقطة الصغيرة فتبين حدوث أو عدم حدوث سيال عصبى . المنحى الثقيل والأعداد تبين زوايا الجناح توضح ٩٠ ْ ، أقل للجناح .

٥ ــ ٣ الثبات أثناء الطيران Stability in flight

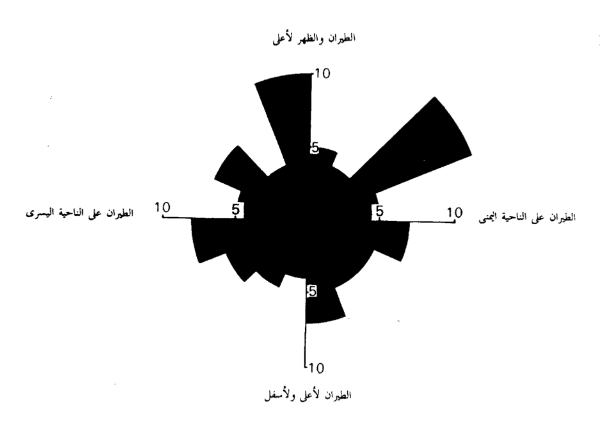
بسبب الاختلافات فى القوى المؤثرة على الحشرة أثناء الطيران فإنها يمكن أن تنحرف عن مسارها العادى ، ويتضمن عدم الثبات فى الطيران دوران الحشرة حول أى محور من المحاور الثلاثة التى تمر خلال مركز ثقل الجسم (شكل ٥ ــ ١٢) ويسمى الدوران حول المحور الطولى للجسم باسم اللف Rolling بينما يسمى الدوران حول المحور الأفقى والعرضى باسم الميل Pitching ويسمى الدوران حول المحور الرأسي باسم الانحراف Yawing . ويتم ضبط الانحرافات عن المسار الطبيعى بواسطة شعيرات حسية مختلفة وبالطاقة العصبية التى تتحكم فى دورة ضربات الجناح وبالتالى يمكن تصحيح الانحراف ومن ثم يمكن المحافظة على المسار الطبيعى . وقد وجد أن الشعيرات الحسية الموجودة على قاعدة الأجنحة وفى دبابيس الاتزان للحشرات التابعة لرتبة ثنائية الأجنحة لها أهمية خاصة فى هذا التحكم .



شكل (٥ــ١٢): رسم تخطيطى يبين المحاور الأساسية التى حولها تدور الحشرة ويرجع ذلك إلى عدم ثباتها أثناء الطيران .

اللف : تلعب الرؤية دورا هاما فى التحكم فى اللف . ففى الحشرات التابعة لرتبتى الرعاشات ومستقيمة الأجنحة (ومن المحتمل فى حشرات أخرى) يوجد تفاعل ضوئى ظهرى على الرأس وبالتالى فإن العوينات الظهرية يصل لها أقصى شدة إضاءة . ولإنتاج التفاعل الضوئى الظهرى يجب إضاءة عدد من العوينات ، ولكن لا تعتمد الإستجابة على تنبية جزء خاص من العين حيث أنه لا تزال معظم العوينات الظهرية (المسؤولة عن الاستجابة) مغطاه . ويمكن تدعيم الاستجابة بتنبيه العيون البسيطة بالرغم من أنهم لا يلعبون دورا مباشرا فى التوجيه (جودمان Goodman عام ١٩٦٥) .

عادة يأتى معظم الضوء من الشمس حيث تقع السماء أعلى التفاعل الضوئى الظهرى ويؤكد ذلك أن الرأس تقع غالبا فى وضع عمودى على الجسم . فى الحشرات التابعة لرتبة الرعاشات حيث تتمفصل الرأس بحرية مع الصدر فإن هذه الرأس تحافظ على الوضع العمودى ، ولكن لا يحدث ذلك فى الجراد حيث ترتبط الرأس بقوة مع الصدر وبالتالى فإن دوران الصدر ينقل مباشرة إلى الرأس . ونتيجة ذلك يمكن أن يحدث طيران الجراد فى الكلام الكامل فى هذه الحالة من أعلى لأسفل أو بأى زاوية أخرى (شكل ٥ ــ ١٣) .



شكل (٥ ــ ١٣) : رسم تخطيطى يبين اتجاه الجراد فى سلسلة من الملاحظات أجريت أثناء الطيران فى الظلام الكامل . الأرقام الموجودة تبين نسبة التواتر التى يحدث التوجيه فى كل قسم .

يعطى التفاعل الضوئى الظهرى الثبات للرأس ويمتد الجسم عند الراحة مع الرأس . ويُشار إلى أى انحراف عن هذا الوضع بأنه نتيجة تأثير المستقبلات الذاتية بين الرأس والصدر . فى الجراد الصحراوى توجد شعيرات على الصُّلبية العنقية وشعيرات على امتداد السياج الأمامى للصفحية الظهرية الأمامية (لترجة الصدر الأمامى) ، وتستخدم هذه الشعيرات فى هذا التوجية . ويؤدى التنبية غير المتساوى من الشعيرات الحسية الموجودة على كلا الجانبين نتيجة رجوع الصدر بالنسبة للرأس إلى التذبذب المتميز للأجنحة وبالتالى يرتد الصدر للخلف مرة أخرى .

الميل والتحكم فى الصعود : عند الطيران العادى تحافظ الحشرات على وضع جسمها بحيث يعمل زاوية ثابتة مع المحور الأفقى . وتقدر زاوية الجسم عادة فى الجراد بحوالى ٦ ــ ٧ درجات . وأى نزعة لحدوث ميل يتبعه تغيرات فى اهتزازات الجناح الأمامى وبالتالى تتغير القوى المبذولة .

ومن الناحية العملية وجد أن أى اختلافات فى هذه الزاوية بحيث تصل إلى ١٥ درجة يمكن لهذه الحشرات أيضا أن تحافظ على قوة الصعود ثابتة تقريبا . ويتحقق هذا الثبات بتنظيم اهتزاز الجناح الأمامى أثناء خفقانه لأسفل . بينما لا يحدث تنظيم أثناء خفقان الجناح لأعلى أو أثناء خفقان الجناح الخلفى فى أى أتجاه .

فى الحشرات التابعة لرتبة ثنائية الأجنحة تعتبر دبابيس الاتزان هامة فى التحكم فى الميل ، ومن المحتمل أن يُؤدى عضو جونسون الموجود فى قرن الأستشعار بعض التحكم فى حركات الجناح .

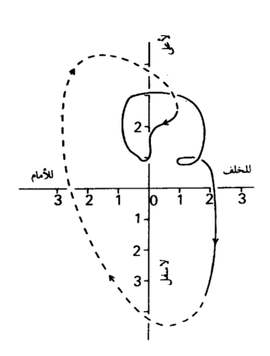
الإنحراف : من المحتمل أن يتم التحكم فى الإنحراف عن طريق الدور الذى تلعبه الرؤية مع الشعيرات الحسية الموجودة فى قاعدة الأجنحة أو دبابيس الإتزان . بالإضافة إلى ذلك فإن الشعيرات الحسية الموجودة على رأس الجراد الصحراوى تُظهر بعض درجات الحساسية التوجيهية .

الشعيرات الحسيه عند قاعدة الجناح : فى اهتزازات الجناح العادية تنتج قوة الاهتزاز أو العزم فى الجليد تحت قاعدة الجناح ، إذا تحرك الجناح لأعلى ولأسفل فى حركة رأسية فإنه ينتج فقط عزم رأسي ، وعندما يكون الجناح فى الوضع العلوى يكون الجليد عند القاعدة على الجانب العلوى منضغطا والجليد على الجانب البطنى ممتدا ومنبسطا ، والعكس صحيح عندما يكون الجناح فى الوضع لأسفل حيث تعمل كل القوى موازية للمحور الطولى للجناح . ونظرا لتعقيد حركة الجناح فإن العزم يختلف فى قوته واتجاهه بالاجزاء المختلفة من الجناح (شكل ٥ ــ ١٤) . تقوم أعضاء الحس بضبط العزم وبالذات أعضاء الحس ذات القبوة الموجودة على قاعدة الجناح ، وتترتب هذه الأعضاء فى مجاميع وأعضاء كل مجموعة يكون لها نفس الاتجاه وبالتالى تستجيب كل مجموعة من أعضاء الحس للحد الأقصى من العزم فى اتجاه معين . وإذا نُظمت حساسية أعضاء الحس بطريقة مناسبة فإنها تستجيب مرة واحدة فقط خلال دورة الجناح .

ومن الممكن أن أى نزعة للحشرة للانحراف عن وجهتها الثابتة سوف ينتج عنه تغيرات فى تنبيه أعضاء الحس هذه ، والتى تؤدى إلى تأثير تحكمى فى ضربات الجناح لتصحيح هذا الانحراف . وهذا ما يحدث عادة عند التحكم فى الصعود وفى الميل فى الجراد الصحراوى . وتعتبر هذه الحالة أكثر وضوحا فى دبابيس الاتزان للحشرات التابعة لرتبة ثنائية الأجنحة حيث تعتبر دبابيس الاتزان أعضاء خاصة للإتزان فى الحشرة .

دبابيس الاتزان : تهتز دبابيس الاتزان بنفس تواتر الأجنحة الأمامية ولكن فى الاتجاه المعاكس . ويلاحظ أن حركة دبابيس الاتزان تكون أقل تعقيدا منها فى الأجنحة بسبب تركيب هذه الدبابيس وطبيعة تمفصلها مع الصدر . ويقع مركز ثقل دبوس الاتزان فى نهاية انتفاخه الطرفى وبالتالى فإنه عندما يهتز دبوس الاتزان فإنه يدور للأمام إلى أن يعمل المحور الطولى المار خلال التمفصل ومركز الثقل زوايا صحيحة مع المحور الطولى للجسم . وتكون النتيجة اهتزاز دبوس الاتزان فى الوضع العمودى أو القريب من العمودى بدون حدوث حركات معقدة أماميه وخلفية للجناح . وتصبح القوى التى تعمل عند قاعدة دبوس الاتزان والمنبهة لأعضاء الحس دات القبوة

محدودة بالاتجاه الرأسى عند تذبذب دبوس الاتزان مع الحشرة فى الطيران العادى ، ويتذبذب العزم الظهرى والعزم البطنى بنفس التواتر عند اهتزاز دبابيس الاتزان (شكل ٥ — ١٣ ب) . وتُضبط هذه العزوم بواسطة الصفائح الظهرية والبطنية التى يعتقد أنها تحافظ على ثبات مدى تذبذب دبوس الاتزان .



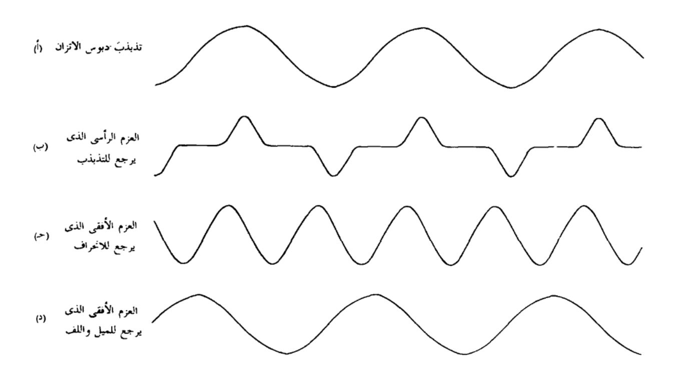
شكل (٥ — ١٤) : اتجاه العزم فى العروق القاعدية للجناح الأمامى فى الجراد من جنس *Schistocerca* أثناء ضربة واحدة للجناح . الخط الكامل يوضح الضربات السفلية أما الخط المنقط فيوضح الضربات العليا .

ويوضح مسار الانتفاخ النهائى أثناء الاهتزاز وجود قوس دائرة حول المحور الطولى للحشرة حيث يعتبر دبوس الاتزان جيروسكوب ويقابل محور دورانه المحور الطولى للجسم .

ينتج اللف والميل عزم أيضا عند قواعد دبابيس الاتزان وتختلف هذه العزوم عن الانحراف فى زمن وتواتر التذبذب . يُنتج الانحراف عزما ذو تذبذب ضعف تواتر اهتزاز دبابيس الاتزان (شكل ٥ — ١٥ ج) بينما ينتج اللف والميل عزوما ذات تذبذب يساوى تواتر اهتزاز دبابيس الاتزان (شكل ٥ — ١٥ د) .

التحكم فى سرعة الطيران : يمكن التحكم فى سرعة الطيران بالنسبة للأرض بواسطة رد الفعل الحركى البصرى حيث يحافظ ذلك على سرعة الصُّور على العين من الأمام للخلف بمعدل سرعة معين . وفى نحل العسل وذبابة ***Calliphora*** (على الأقل) يكون التحكم فى السرعة الهوائية بواسطة قرون الاستشعار حيث تأخذ قرون الاستشعار وضعا أماميا ضد تدفق الهواء ، ويتم ضبط هذا الوضع الثابت لقرون الاستشعار بواسطة ما عليها من شعيرات حسية وبالتحديد على قاعدة الشمراخ . ويمكن أن يُضبط تذبذبات الشمراخ الراجع إلى حركات الأجنحة

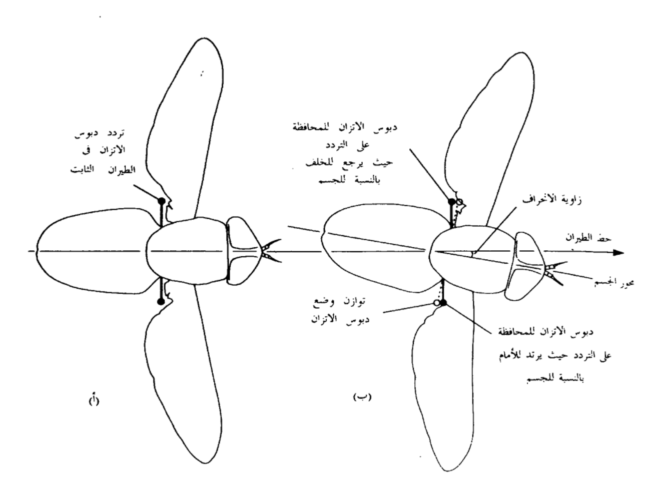
بواسطة عضو جونستون ، ويتحكم وضع قرون الاستشعار وتذبذبات الشمراخ فى مدى ضربات الجناح وبالتالى تتأثر سرعة الطيران (شوارتزكوبف Schwartzkopff عام ١٩٦٤) .



شكل (٥ ــ ١٥): رسم تخطيطى يبين تذبذب العزم الذى يحدث فى قاعدة دبوس الاتزان كنتيجة خفقان الدبوس وحركة الحشرة .

٥ ــ ٤ الهبوط Landing

أثناء الطيران تعلق أرجل الحشرة بالقرب من سطح الجسم ، وقبل أن تهبط هذه الحشرة يجب أن تمتد أرجلها حتى يمكن للحشرة أن تهبط على أرجلها . وقد وجد فى ذبابة *Lucilia* أن إمتداد الأرجل ينتج عن منبهات رؤية من العيون المركية . ومن العوامل الهامة فى امتداد الأرجل التغير الواضح فى تنبيه العوينات المتاخمة القريبة والتغير السريع فى اضاءة العوينات التالية . بالاضافة إلى ما سبق ، فإنه لإنتاج حركات الأرجل يجب أن يُنبه عدد كبير من العوينات وبالتالى لا تستجيب الحشرة للمعالم الصغيرة فى البيئة والتى كانت مرئية لها أثناء الطيران العادى (جودمان Goodman عام ١٩٦٠) .



شكل (٥ ــ ١٦) : رسم تخطيطى يبين فعل دبوس الاتزان . (أ) فى الطيران الثابت يرتد دبوس الاتزان للأمام ويخفق للطيران مع محوره الطولى عند لزاوية اليمنى إلى المحور الطولى للجسم . (ب) إذا إنحرفت الحشرة أثناء الطيران فإن دبوس الاتزان يستمر فى اهتزازاته ويصبح العزم واقعا على قاعدة هذا لدبوس . إذا لم يصحح الانحراف ، يقوم دبوس الاتزان بعمل التوازن الملائم .

الفصل السادس
نشاط الطيران
FLIGHT ACTIVITY

سبق أن نوقشت الآليات التى تطير بها الحشرات فى الجزء الأول (الفصل ١٠ ، ١١) ، وسوف يؤخذ فى الاعتبار فى هذا الفصل وظائف الطيران والعوامل المحددة والمنبهة لنشاط الطيران . من الناحية الفسيولوجية يحدث الطيران فقط تحت ظروف خاصة حيث تحدد بالعوامل البيئية الخارجية والداخلية . وتعتبر وظائف عضلات الطيران فى هذا المجال من الأهمية بمكان ، ولكى تعمل يجب أن تكون حرارة الجسم عالية بدرجة كافيه . وعادة تكون عضلات الطيران غير كاملة النمو بعض الوقت بعد خروج الحشرة الكاملة ، وخلال هذه الفترة من النمو العضلى يكون نشاط الطيران مقيدا ، وحتى عندما تكون الظروف مناسبة للطيران لا يكون هناك ضرورة لطيران الحشرة إلا عندما تنبه لإحداث ذلك . وكثير من العوامل الخارجية قد تشجع على الشروع فى الطيران . ومن المحتمل أن تكون العوامل الداخلية فى بعض الأحيان هى المسئولة . أثناء الطيران تحث بعض التنبيهات الحشرة لكى تهبط ، وتعتمد المنبهات الدقيقة على بنية وسلوك الحشرة .

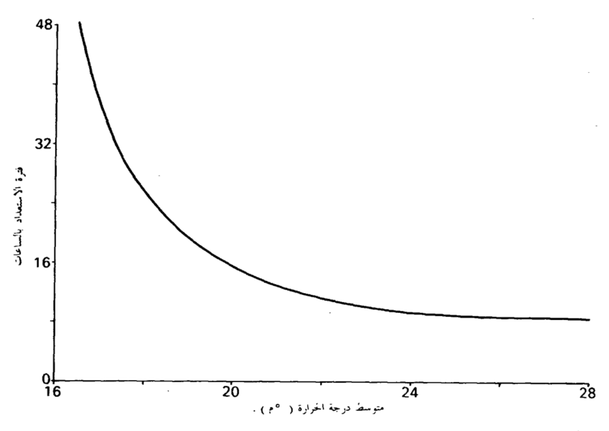
يتعلق نشاط الطيران بالسلوك الروتينى مثل التغذية والتناسل أو قد يأخذ شكل الطيران مجرد إنتشار الحشرات أو الهجرة من الموطن الأصلى . بعض الحشرات يمكنها أن تتحكم فى اتجاه الهجرة ، ولكن فى كثير من الحالات عندما تطير الحشرة فى الرياح التى تصل سرعتها إلى سرعة الحشرة نفسها فى الهواء فإن إتجاه الحشرة يحدد أساسا بإتجاه هذه الرياح..

يحدث فى بعض الأحيان عودة للهجرة ، وتتم عملية العودة بين الحين والآخر بواسطة الحشرات المهاجرة الأصلية ، ولكن فى حالات أخرى تتم هذه العملية عن طريق أفراد الجيل الأخير . وتختلف مسافات الطيران من بضعة أمتار قليلة إلى آلاف الكيلومترات ، ولكن عموما يعتبر الغرض من طيران الهجرة واحدا فى كل الحالات وهو الغزو لأوطان جديدة .

النمو العضلى : بعد خروج الحشرات الكاملة تكون نظم الطيران فيها غير تامة النمو وتسمى هذه الفترة باسم فترة الاستعداد ، وبالتالى فإن الحشرات اليافعة من الجراد تظل غالباً مع الحشرات غير اليافعه لمدة تتراوح ما بين أسبوع الى عشرة أيام قبل أن تصبح قادرة على الطيران .

فى البداية تكون هذه الحشرات غير قادرة على الطيران ، ثم تبدأ بعد ذلك فى عمل طلعات طيرانية قصيرة ، وتطول هذه الطلعات بمرور الوقت إلى أن تستكمل نظم الطيران فى الحشرة فتصبح قادرة على الطيران العادى .

وتختلف فترة الاستعداد باختلاف الحشرات حيث تكون قصيرة جداً فى المن ولا تستغرق سوى عدة ساعات ، وعموما فإن طول هذه الفترة يتناسب مع درجة الحرارة (شكل ٦ ــ ١) .



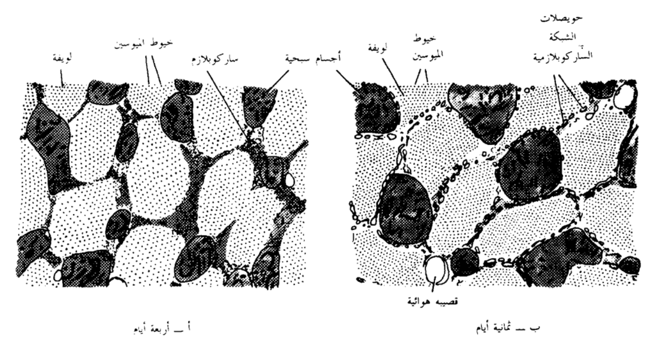
شكل (٦ ــ ١): متوسط فترات الاستعداد من وقت خروج الحشرة الكاملة إلى وقت الاستعداد للطيران فى المن من النوع *Aphis fabae* وعلاقة هذه الفترات بدرجة حرارة الهواء .

قد يرتبط بداية تثبيط الطيران جزئيا مع نعومة وعدم اكتمال تكوين الجليد . فى معظم الحشرات ، يلزم الأطوار الكاملة بعد خروجها فترة تتراوح ما بين ساعة إلى ساعتين لحدوث صلابة الجليد .

ومن المحتمل أن تكون درجة نمو عضلات الطيران من الأهمية بمكان فى تحديد الطيران حيث تخضع هذه العضلات فى كثير من الحشرات لتغييرات جوهرية خلال الأيام القلائل الأولى من حياة الحشرة الكاملة ؛ ففى عضلات طيران الجراد تزداد الجسيمات السبحية خلال الأيام الثمانية الأولى من حياة الحشرة الكاملة (شكل ٦ ــ ٢) ، وفى المقابل تحدث تغيرات فى النظم الانزيمية مع زيادة فى انزيمى جليسرول ــ ١ ــ فوسفات اكسيداز وألفاجليسرو فوسفات ديهيدروجيناز اللذين يعتبران إنزيمين ضروريين فى آلية الطيران ، وخلال نفس الفترة يزداد عدد اللويفات العضلية فى كل عضلة من حوالى ٣٠ إلى ١٠٠٠ لويفة تقريبا ، كما يتضاعف عدد الخيوط فى كل لويفة (بوشر Bucher عام ١٩٦٥) . وتحدث نفس هذه التغيرات فى حشرات أخرى . ففى نحل العسل تصبح العضلات تامة النمو بعد حوالى ٢٠ يوماً من خروج الحشرة الكاملة ، وبعد هذه الفترة يصبح النحل

قادرا على الطيران لمسافات طويلة (هيرولد وبورى Herold & Borei عام ١٩٦٣) . وبالمثل فى ذبابة *Glossina* (من رتبة ثنائية الأجنحة) حيث تحدث فيها التغيرات لمدة تستغرق عدة أيام قبل أن تتمكن من الطيران العادى . ومن الممكن أنه فى الحشرات ذات التطور التام يعكس التأخير فى نمو العضلات وجود قصور فى الاحتياطيات المخزونة داخل نفس الحشرات خلال طور العذراء (بورسيل Bursell عام ١٩٦١) .

وبعض الحشرات ذات الأجنحة الكاملة قد لا يمكنها الطيران فى أى مرحلة بسبب عدم اكتمال نمو عضلات الأجنحة ، فى بعض حشرات Corixids تتميز بوجود ظاهرة تعدد الأشكال المرتبطة بنمو عضلات الطيران . ويلاحظ فى الأفراد غير القادرة على الطيران وجود العدد الكامل من الليويفات العضلية ولكنها تكون دقيقة وبيضاء بالمقارنة بالعضلات الكبيرة والمائلة للصفرة فى الأفراد القادرة على الطيران . وهذا الاختلاف فى اللون قد يعكس الإختلاف فى نمو الجسيمات السبحية وبالتالى فى تركيز السيتوكروم الموجود (ينج Young عام ١٩٦٥ — ب) .



شكل (٦ — ٢) : قطاعان عرضيان لأجزاء من عضلة الطيران الظهرية الطولية فى طور الحشرة الكاملة للجراد من جنس *Locusta* . (أ) أربعة أيام ، (ب) ثمانية أيام من خروج الحشرة الكاملة . لاحظ الأجسام السبحية الكبيرة والزيادة فى أعداد الخيوط فى (ب) . (عن بوشر Bücher عام ١٩٦٥) .

وبعد فترة الاستعداد فى كثير من الحشرات ، توجد فترة ذات نشاط طيران واسع يليها فترة ينخفض فيها النشاط الذى قد يرتبط بالإخفاق أو بالتحلل الذاتى لعضلات الطيران . ويحدث هذا عادة فى المن خلال يومين أو ثلاثة من خروج الحشرة الكاملة ، ويعتمد ذلك على زمن إستقرار الحشرات على العائل النباتى ، فإذا لم تستقر هذه الحشرات تظل محتفظة بعضلاتها وقدرتها على الطيران .

ويحدث الإخفاق نتيجة لتحلل اللويفات لكل العضلات الجناحية الكبيرة سواء العضلات المباشرة أو غير المباشرة . يظل الغلاف العضلى موجودا ولكن الأنوية تصبح مبعثرة فى السيتوبلازم . وهذا الاخفاق الذى من المحتمل التحكم فيه هرمونيا يكون مصحوبا بزيادة فى حجم الأجسام الدهنية ، كما تسترد الأجنة فى القنوات التناسلية تطورها والتى تثبط خلال فترة الطيران (ب. جونسون B. Johnson عامى ١٩٥٧ ، ١٩٥٩) .

ومن المعروف أنه تحدث نفس العملية فى بعض أنواع البعوض كما فى بعض سلالات الأيدس *Aedes communis* وفى الذباب المنزلى التابع لجنس *Musca* وبعض الحشرات التابعة لعائلة Scolytidae ولجنس *Leptinotarsa* (من رتبة غمدية الأجنحة) وفى ملكات النمل والنمل الأبيض التى تسقط أجنحتها بعد طيران الزفاف القصير . وعموما فمن المعتقد أن اختزال العضلات يدعم احتياطيات المخزون الغذائى داخل الجسم لنمو وتطور البيض ، وقد لا يحدث ذلك فى المن الذى يحتوى على وفرة من المواد الغذائية النتروجينية ، ولا فى بعض الخنافس مثل *Hydroporus Sitona* حيث يحدث أختزال للعضلات. تحت الظروف غير المناسبه (جاكسون Jackson عام ١٩٥٢ ، ب . جونسون B. Johnson عام ١٩٥٧) .

وجود المادة المنتجة للطاقة : يمكن أن يحدث الطيران طويلا طالما تواجدت المادة المنتجة للطاقة داخل جسم الحشرة لتقوم العضلات بأداء وظيفتها . ففى تجارب أجريت على الجراد الصحراوى وجد أن الوقود (المادة المنتجه للطاقة) فى هذه الحشرة يكون كافيا لمدة عشر ساعات فى المتوسط عن الطيران غير المتقطع بالرغم من امكانية اطالة هذه الفترة كثيراً إذا تخلل الطيران فترات هبوط لتناول الغذاء ، كما يمكن إطالة فترة الطيران إذا تخلل فترات الطيران النشط إنسياب الحشرة مع تيارات الهواء العاليه . وعادة تطول طلعات الطيران فى الطبيعية عن المسافات المقدرة لها فى التجارب ، فمثلا قدر الزمن الذى يستغرقه سرب من الجراد من جزر الكنارى إلى جنوب بريطانيا طائرا فى الهواء بحوالى ٦٠ ساعة .

وقد تم حساب مدى الطيران لحشرات أخرى على أساس عدد الأميال التى تقطعها طائرة فى الهواء دون انقطاع (أنظر هوكنج Hocking عام ١٩٥٣) . فمثلا مدى طيران البعوض من جنس الأيدس يقدر بحوالى ٢٠ ــ ٥٠ كم ويقدر فى بعض الحشرات من جنس *Simulium* (من رتبه ثنائية الأجنحة) بأكثر من ١٠٠ كم . ولكن هناك شك فى تطابق هذه الأرقام مع الأرقام الحقيقية التى يمكن تسجيلها فى الطبيعة .

وبغض النظر عن تأثير المادة المنتجة للطاقة على بعض الحشرات المهاجرة فإنه من المشكوك فيه أن يكون لهذه المادة تأثير على حدود الطيران ؛ فالحشرات المهاجرة غالبا ما تستعمل الدهون كمواد منتجة للطاقة لاحتياجها إلى طاقة أعلى بالنسبة لوحده الوزن .

حالة التغذية : تقلل التغذية النشاط العام للحشرة عادة ، وهناك بعض الدلائل التى تشير الى تطبيق هذه القاعدة على نشاط الطيران فى الحقل كما فى حشرة *Nomadacris* (تشابمان Chapman عام ١٩٥٩ ــ أ) ، وتظل ذبابة الجلوسينا *Glossina* عديمة النشاط بعد تغذيتها على وجبة الدم وتصبح نشطة مرة أخرى عند هضم هذه الوجبة هضما جيدا . ومن الحالات المضادة لهذه القاعدة حالة الجراد الرحال حيث يتغذى هذا الجراد عندما يبدأ رحلته ، كما لوحظ فى حشرة *Ascia* (من رتبة حرشفية الأجنحة) حدوث عدد من طلعات الطيران القصيرة الخاصة بالبحث عن الغذاء والتى تقود فى النهاية إلى الهجرة .

حالة النضج : عموما لا تحدد حالة النضج فى الحشرة عملية الطيران ، ولكن هناك بعض الأدلة التى تشير إلى أن أنثى حشرة *Nomadacris* لاتكون قبل وضعها للبيض مستعدة للطيران وتسقط على النباتات وتنتشر عليها . وفى كثير من الحشرات مثل المن والجراد وحشرة *Ascia* يلاحظ أن طَيران الهجرة لمسافات طويلة يحدث أساسا بعد فترة الاستعداد مباشرة وقبل أن تصبح هذه الحشرة ناضجة .

٦ ــ ١ العوامل المشجعة على الشروع فى الطيران
Factors promoting take - off

من غير المتبع أنه عندما تكون الظروف مناسبة للطيران تحدث عملية الطيران بالضرورة . فبعض المنبهات تكون ضرورية لإحداث عملية الشروع فى طيران الحشرات أولا ، ثم وجود الظروف الملائمة لهذه العملية وتكون النتيجة هى حدوث وإستمرار عملية الطيران .

وفى بعض الأحيان تحدث عملية الشروع فى الطيران عندما تكون الظروف غير ملائمة للطيران المستمر وفى هذه الحالة يلاحظ أن الحشرة غالبا ما تهبط مباشرة .

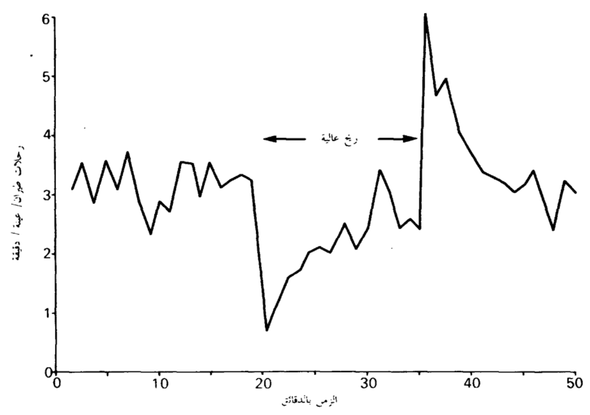
تسبب منبهات كثيرة ومختلفة بدء عملية الطيران فى الحشرة وفى كثير من الحالات يظهر أن التغير فى التنبية يكون أفضل من المستوى المطلق للتنبيه ويظهر أهميته فى هذا المجال .

المنبه الضوئى والبصرى : هناك دلائل تشير إلى أن الطيران يمكن أن يبدأ فى بعض الحشرات بواسطة كثافة ضوئية معينة . وقد وجد أنه من المحتمل أن تنبه حشرة *Anax* (من رتبة الرعاشات) لتشرع فى الطيران فى وجود كثافة ضوئية منخفضة فى البيئة (كوربيت ، لونج فيلد ، مور Corbet, Longfield & Moore عام ١٩٦٠) . وفى ذبابة *Colliphora* يزداد تواتر الشروع فى الطيران فى وجود كثافة ضوئية أعلى من الحد الأدنى (دجبى Digby عام ١٩٥٨ ــ أ) .

ومن ناحية أخرى يلاحظ أن التغير فى الكثافة الضوئية يعتبر منبه هام فى بعض الحشرات ، فالجراد يندفع عادة فى الطيران بعد حدوث تغيرات فى الكثافة الضوئية فى الأيام ذات السحب المتقطعة . أما الزيادة أو النقصان فى الكثافة الضوئية فإنها تكون مؤثرة بوضوح بالرغم من استحالة فصل تأثيرات الضوء والحرارة عن بعضها فى هذه الحالات (تشابمان Chapman عام ١٩٥٩ــ أ ، والوف ورينى Waloff & Rainey عام ١٩٥١) . ويبدأ الطيران الليلى للجراد الصحراوى بعد حوال نصف ساعة من غروب الشمس بغض النظر عن باقى الظروف ، ومن المحتمل أنه فى هذه الحالة يكون الانخفاض السريع فى الكثافة الضوئية مشجعا على الشروع فى الطيران (روفى Roffey عام ١٩٦٣ ، والوف Waloff عام ١٩٦٣) .

قد تشجع المنبهات البصرية (غير التغيرات فى الكثافة الضوئية) عملية الشروع فى الطيران فى بعض الحشرات المتطفلة أو المفترسة . وتوضح النتائج أن حركة جسم فى المجال البصرى لذبابة الجلوسينا *Glossina* يسبب عملية الشروع فى طيران الذبابة والاقتراب من العائل . وبالمثل فإن الذبابة المتطفلة *Pachyophthalmus* التي تكتشف عش عائلها *Eumenes* (من رتبة غشائية الأجنحة) بملاحقة الزنبور يمكنها أن تتواجد فى الأماكن المفضلة لها وتنبه

للطيران عن طريق أى حشرة أخرى تطير فى مدى حوالى قدمين ، وتستمر الملاحقة فقط إذا ما كانت الحشرة التى مرت عليها هى *Eumenes* وإلا فإنها تهبط مرة أخرى (تشابمان Chapman عام ١٩٥٩ — ج) .

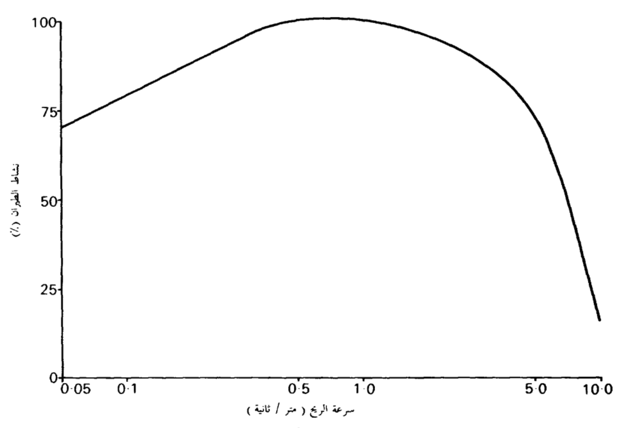


شكل (٦ — ٣) : متوسط نشاط الطيران فى مجموعة من الذباب التابع لجنس *Calliphora* عند سرعة ريح تقدر بنصف متر فى الثانية وعند فترة قصيرة مقدارها ٣ متر / ثانية (عن ديجبى Digby عام ١٩٥٨ — ب) .

وكثير من الحشرات التابعة لفصيلة Asilidae والرعاشات Dragonflies يمكنها القبض على فريستها بالإنقباض عليها من أماكنها المفضلة التى تتواجد فيها ويتم ذلك عندما تصبح الفريسة على مقربة كافية منها (كوربت ، لونج فيلد ، مور Corbet, Long Field & Moore عام ١٩٦٠ ؛ أولد رويد Oldroyed عام ١٩٦٤) .

سرعة الرياح : من المعتقد أن الرياح العالية تثبط الشروع فى الطيران مسببة التصاق جسم الحشرة بقوة كبيرة بالأرض أو بالجسم الذى تجثم عليه . وهذه الحقيقة يمكن ملاحظتها فى المن ولكن لفترات قصيرة فقط . أما عند استمرار الرياح العالية فإن المن يشرع فى الطيران بغض النظر عن سرعة هذه الرياح . ويعتقد وجود بعض درجات من التكيف للرياح العالية حيث أن التجارب التى أجريت على ذبابة *Calliphora* قد بينت حدوث ذلك ، فبعد الزيادة المفاجئة فى سرعة الرياح يشرع الذباب فى الطيران بتواترات أقل ولكن تزداد عدد طلعات الطيران باضطراد بالرغم من علو الرياح (شكل ٦ — ٣) . ويعتقد بأن سرعات الرياح التى أقل من ٧ر٠ متر / ثانية لها تأثير منبه على ذبابة *Calliphora* حيث تزيد من عدد الذباب الذى يشرع فى الطيران ، ولكن عند زيادة سرعة الرياح عن

هذا الحد فإن اعداد الذباب الذى يعد نفسه للطيران يقل بدرجة ملحوظة (شكل ٦ ـــ ٤) (ديجبى Digby عام ١٩٥٨ ـــ ب) .



شكل (٦ ـــ ٤) : نشاط الطيران لذباب *Calliphora* وعلاقته بسرعة الريح . الأرقام على الرسم هى نسب مئوية للنشاط عند نصف متر / ثانية وتبين النشاط بعد ٣٠ دقيقة من تغير هذا المستوى (عن ديجبى Digby عام ١٩٥٨ ـــ ب) .

ويؤدى الانخفاض المفاجىء فى سرعة الرياح إلى زيادة مفاجئة فى عدد الحشرات التى تشرع فى الطيران ، ففى ذبابة *Calliphora* ظهر أن عدد الحشرات التى تشرع فى الطيران يكون أكبر بكثير من العدد المتوقع نتيجة العلاقة البسيطة بين سرعة الرياح ونشاط الطيران الموضحة سابقا (شكل ٦ـــ٣) . ويعتقد من ذلك أن الانخفاض فى سرعة الرياح له أهمية بغض النظر عن هذه السرعة .

وقد استنتج كنيدى (Kennedy عام ١٩٥١) أن هذه الحقيقة يمكن أن تطبق أيضا على الجراد الصحراوى . وعكس ما سبق يمكن تطبيقه على الجراد *Locusta* حيث يوجد اقتراح يبين أن الرياح المصحوبة بعواصف رعدية قوية ومفاجئة تنبه الشروع فى الطيران ويمكن أن تزداد هذه الحالة نتيجة التأثيرات الباردة المفاجئة الناتجة من الرياح لتكون أكثر تأثيرا من التأثير المباشر للرياح نفسها . مما تقدم يمكن القول أن التغيرات فى درجات الحرارة التى تلى التغيرات فى سرعة الرياح تؤثر أكثر من الرياح نفسها على تشجيع الحشرات فى الشروع فى الطيران (تشابمان Chapman عام ١٩٥٩ ـــ أ) .

الرطوبة : هناك اعتقاد من التجارب الحقلية أن طيران الجراد يبدأ عند ارتفاع الرطوبة مثل الحالة التى تسببها الرياح الرطبة التى تهب من الأماكن الرطبة إلى الأماكن الجافة ، ولكن لا يوجد اتفاق عام حول هذا الموضوع (داڤى Davey ١٩٥٩) .

الشم : تنبه بعض الحشرات للشروع فى الطيران عندما تشم روائح خاصة حيث تطير الحشرات متجهه إلى مصدر هذه الروائح . وقد أظهرت التجارب الحقلية والمعملية أن رائحة العائل تنبه ذبابة ***Glossina medicorum*** للشروع فى الطيران (تشابمان Chapman عام ١٩٦١) . وقد تنطبق هذه الحقيقة على بعض الحشرات الأخرى الماصة للدماء . فى نفس الإتجاه يلاحظ أن بعض ذكور الفراشات تنبه للشروع فى الطيران بواسطة فرمون تفرزه إناث نفس النوع .

الحرارة : إن التغيرات الحادة فى الحرارة تشجع النشاط العام للحشرات ، وهناك دلائل واضحة تشير إلى إمكانية تطبيق ذلك أيضا على نشاط الطيران فى الحقل . وغالبا تحت هذه الظروف يصاحب تغيرات الحرارة تغيرات أخرى فى سرعة الرياح أو فى الكثافة الضوئية مما يستحيل فصل تأثيرات المنبهات المختلفة عن بعضها فى الطبيعة نظرا لتداخلها (تشابمان Chapman عام ١٩٥٩ ــ أ) .

فى ذبابة *Calliphora* وجد أن زيادة درجة الحرارة عند معدل ٥° م / الدقيقة يقلل الشروع فى الطيران فى البداية ولكن بالتتابع يلاحظ حدوث زيادة فى طلعات الطيران عند ارتفاع درجات الحرارة (ديجبى Digby عام ١٩٥٨ ــ أ) .

المنبهات الأخرى : كثير من المنبهات المختلفة يمكنها أن تنشط الشروع فى طيران بعض أنواع الحشرات . فالازعاج الذى تحدثه الحيوانات الأخرى فى البيئة مثلا يعتبر فى بعض الأحيان مهما ، كما أن طيران بعض الجراد يعتبر عاملا منبها لباق الجراد على الطيران ، وبالتالى فإن تنبيه جرادة واحدة للشروع فى الطيران بإثارتها آليا يعقبه طيران باق الجراد الذى ينبه عن طريق البصر أو السمع .

وتحت بعض الظروف يمكن للحشرات أن تشرع فى الطيران فى حالة الغياب الكامل للمنبهات الخارجية ، وفى هذه الحالة يجب أن يؤخذ فى الاعتبار المنبهات الداخلية . ولا ينطبق هذا القول على المشاهدات التى لوحظت على سلوك الحشرات المفترسة مثل تلك التى تتبع فصيلة Asilidae حيث تحرك هذه الحشرات السطح الملتصقة عليه بين الحين والآخر فى حالة عدم ظهور الفريسة . وهذا يظهر الدور القيادى للمنبهات الداخلية ولكن يستحيل إغفال الدور الذى تلعبه المنبهات الخارجية فى هذه الحركات .

٦ ــ ٢ المنبهات التى تقود إلى هبوط الحشرات الطائرة

Stimuli leading to landing

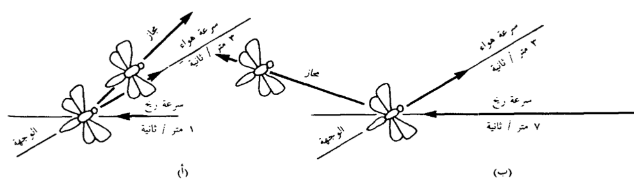
لا يوجد غير قليل جدا من المعلومات المتاحة عن العوامل المسببه لهبوط الحشرات الطائرة ، ولكن الهبوط فى أى وقت يعتمد على ما إذا كان للحشرة فرصة إحداث ذلك أم لا . ويمكن أن يحدث الهبوط إذا كانت الحشرة قريبة جدا من الأرض حيث يمكنها التحكم فى حركتها الذاتية .

وحيث أن الطيران المستمر يحدث فقط تحت بعض الظروف ، فإن حدوث إختلاف فى هذه الظروف بطريقة معاكسة يؤدى إلى هبوط الحشرات ، ويحدث هذا مثلا عند إنخفاض درجة الحرارة إلى أقل من الحد الأدنى اللازم للطيران ، كما يحدث الهبوط سريعا إذا حدث شروع فى الطيران تحت الظروف دون المفضلة .

من جهه أخرى تهبط الحشرات عادة بالرغم من استمرار الظروف البيئية المناسبة للطيران . وقد تنشط عملية الهبوط بواسطة منبهات خاصة تختص بها كل حشرة . فمثلا تنتبه النحلة الجامعة للغذاء للبحث والهبوط على الزهرة بواسطة الرائحة واللون الملائمين ، ولو أنها بعد الشروع فى الطيران مباشرة من زهرة وهبوطها على أخرى فإن هذا الهبوط ينتج من تغيرات فى الاستجابات للحشرة نفسها . ويلاحظ فى المن وبعض الحشرات الأخرى ذات الانتحاء الضوئى الموجب والهام فى حالة الشروع فى الطيران أن هذه الحشرات تصبح ضعيفة الاستجابة لهذا المؤثر ، بل قد ينعكس هذا الإنتحاء عندما تتحرك الحشرات فى اتجاه النباتات المزروعة . وينشأ التغير فى السلوك من خلال التغير فى آلية الاتزان العصبى المركزى التى تتأثر بكميات الطاقة المختلفة (كيندى وبوث Kennedy & Booth عام ١٩٦٣ – أ) . وتؤثر عملية الطيران نفسها على هذا الاتزان حيث أنه بعد فترة من الطيران يكون المن اكثر استعدادا للهبوط على أوراق النباتات . وكلما طالت فترة الطيران يزداد استعداد المن للهبوط . وأخيرا يمكن القول أن عملية الطيران نفسها تحث الحشرة على الهبوط (كيندى وبوث Kennedy & Booth عام ١٩٦٣ – ب) .

٦ – ٣ سرعة الطيران Speed of flight

يمكن قياس سرعة حشرة ما أثناء الطيران بمقدار حركتها بالنسبة للأرض وسرعتها الأرضية أو حركتها بالنسبة للهواء والسرعة الهوائية . وتعتمد السرعة الأرضية على السرعة الهوائية وسرعة الرياح واتجاه الحشرة بالنسبة للرياح . فإذا كانت السرعة الهوائية أعلى من سرعة الرياح فإن الحشرة يمكنها الاتجاه بأى زاوية إلى الرياح وتتحرك للأمام (شكل ٦ ـــ ٥ أ) بالرغم من أن مرورها بالنسبة للأرض لا يتفق عموما مع الاتجاه المطلوب . أما إذا كانت السرعة الهوائية أقل من سرعة الرياح فإن الحشرة تتحرك فى اتجاه الرياح بغض النظر عن وجهتها (شكل ٦ ـــ ٥ ب) .



شكل (٦ ـــ ٥) :رسوم تخطيطية تبين العلاقات بين الوجهة والمجاز واتجاه الريح (أ) عندما تصل سرعة الهواء سرعة الريح . (ب) عندما تكون سرعة الهواء أقل من سرعة الريح .

وتبين المشاهدات المعملية والحقلية على الجراد الصحراوى أن لهذه الحشرة سرعة هوائية تتراوح ما بين ١٥ ــ ٢٠ كم / ساعة وتصبح هذه السرعة هائلة بعد الشروع فى الطيران ثم تهبط إلى مستوى ثابت .

وقد أظهرت التجارب أن الطيران الدائرى بدون انتظام قد سجل عند سرعة هوائية حوالى ٩ كم / ساعة لنحل العسل وبعض الذباب من عائلة فصيلة Tabanidae ، وعند سرعة هوائية تتراوح ما بين ٣ ــ ٤ كم/ ساعة للبعوضه من جنس ***Aedes*** . وتقترح المشاهدات الحقلية سرعات هوائية لحشرات أخرى من نفس الرتبة بسرعات عظمى ولمسافات قصيرة تقدر بضعف هذه القيم تقريبا (هوكنج Hocking عام ١٩٥٣) .

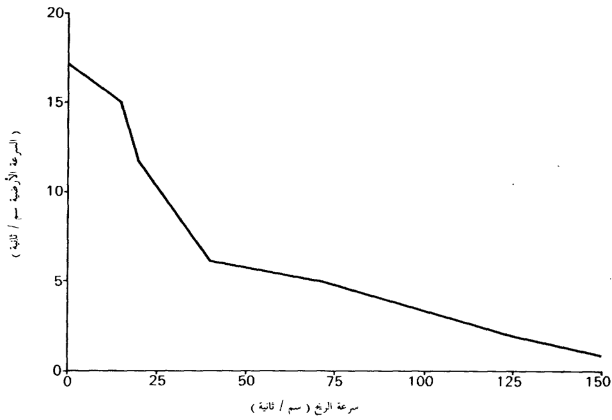
اذا تحركت الحشرة فى اتجاه الرياح فإن سرعتها الأرضية قد تصل إلى سرعتها الهوائية ، ولكن فى حالة الحركة ضد الرياح فإن اتجاه الحشرة يكون عكسيا . وهناك دلائل تشير إلى أن الحشرات يمكنها تنظيم سرعتها الأرضية بضبط سرعتها الهوائية إلى حد ما ، ويتضح ذلك فى بعض الحشرات المرفرفة مثل ذباب السرفس (من رتبة ثنائية الأجنحة) ونحل العسل (من رتبة غشائية الأجنحة) وحشرة ***Macroglossa*** (من رتبة حرشفية الأجنحة) وفى حشرات أخرى مثل تلك التى تتبع رتب ثنائية وجلدية الأجنحة التى تشكل مستعمرات . ولهذه الحشرات القدرة على أن تظل الرياح ساكنة على بقعة واحدة بالرغم من التغيرات فى سرعة الرياح ، ويتضمن هذا إتزان السرعة الهوائية ضد سرعة الرياح . وتحافظ الحشرة على موقفها بتركيز بصرها على بعض الأشياء الثابتة فى البيئة .

ويحدث ضبط السرعة الهوائية أيضا عند التقدم للأمام مع الرياح . فمثلا فى الهواء الثابت تكون سرعة بعوضة الأيدس ١٧ سم / ثانية ، أما عندما تصل سرعة الرياح إلى ٣٣ سم / ثانية فإن السرعة الهوائية للحشرة تزداد إلى ٤٩ سم / ثانية ، وهنا تكون السرعة الأرضية أقل قليلا منها فى حالة الهواء الثابت حيث تهبط إلى حوالى ١٦ سم / ثانية . ويمكن تعويض الزيادة التالية فى سرعة الرياح بالسرعة الهوائية الزائدة ، وهنا يمكن للحشرة أن تحافظ على حركتها الأمامية ضد الرياح بالرغم من الانخفاض التدريجى فى السرعة الأرضية (شكل ٦ ــ ٦) .

تقترح المشاهدات التى أجريت على نوعين من الحشرات هما ***Ascia*** والجراد من جنس Locusta أن السرعة الهوائية تنظم للمحافظة على سرعة أرضية ثابتة ومعتدلة بالرغم من التغيرات فى سرعة الرياح (كيندى Kennedy عام ١٩٥١ ، نيلسن Nielsen عام ١٩٦١) . ويعتقد أن هذا التحكم يتضمن تفاعل حركى بصرى . فالحشرة تفضل ادراك حركة الصور الخلفية عبر العين من الأمام إلى الخلف عند معدل حركة متوسط . وهناك أعتقاد أن ادراك السرعة الهوائية قد يكون من خلال تنبيه عضو جونستون فى قرن الاستشعار ، وهذه التغيرات فى التنبيه تقود إلى تغيرات فى تواتر ضربات الجناح .

٦ ــ ٤ نماذج الطيران Types of flight

ينقسم نشاط الطيران إلى قسمين هما : الطيران العادى الذى يختص بالتغذية والتلقيح ، وطيران الهجرة والذى فيه تخمد هذه الأنشطة النامية وبالتالى يمكن السيطرة على سلوك الطيران . ولا يوجد فصل واضح بين هذين النموذجين من الطيران حيث يمكن أن يُصَنَّف أحدهما فى الآخر . فمثلا فى النمل الأبيض تقود هجرة الأفراد المجنحة من العش إلى حدوث التلقيح . وبالعكس فإن الطيران العادى للبحث عن الغذاء لحشرة ***Ascia*** تطول تدريجيا إلى



شكل (٦ ـ ٦) : السرعة الأرضية للبعوضة المصرية ***Aedes uegypti*** **عند الطيران فى رياح مختلفة القوى . تُضبط السرعة الهوائية وبالتالى تسقط السرعة الأرضية بسرعة كما هو متوقع (عن كليمنتس Clements عام ١٩٦٣) .**

أن تبدأ هذه الحشرة فى الهجرة . وقد يقود أى نموذج من هذين النموذجين إلى انتشار الحشرات ولكن الهجرة قد تكون أكثر أهمية حيث تُحمل هذه الحشرات إلى موطنها .

٦ ــ ٤ ــ ١ الطيران العادى

يعرف الطيران العادى بأنه التحركات المحدودة والموضعية للحشرات للبحث عن الغذاء أو للتلقيح أو لإيجاد المكان المناسب لوضع البيض أو للفرار من اعدائها فى البيئة وبالتالى فإن هذا الطيران قد يظهر تباينا كبيرا فى طوله واتجاهه . فقد لا يتعدى هذا الطيران فى بعض الحشرات من مجرد الانتقال من زهرة إلى أخرى فى حيز محدود ، وقد تزيد تحركات الحشرات عن عدة كيلو مترات كما فى حالة انجذاب بعض ذكور الفراشات للإناث . وفى حالات أخرى قد يؤدى الطيران العادى إلى عدم حدوث رحيل بالمرة كما فى حالة أسراب التلقيح لذكور البعوض والحشرات التابعة لرتبة جلدية الأجنحة والسلوك المحلى لبعض ذكور الرعاشات . فمثلا تطير ذكور حشرة ***Tholymis lillarga*** (من رتبة الرعاشات) لأعلى ولأسفل على مدى ضيق من الماء لتقود الذكور الأخرى ، وبالرغم من وجود تفاصيل جيدة عن نشاط الطيران إلا أنه لا يوجد رحيل مؤثر وواضح لهذه الأفراد ، ولو أن هذا السلوك يقود إلى بعض التشتيت للنوع عن طرق قيادة الذكور الأخرى على مدى محدد من الماء (كوربت ، لونغ فيلد ، مور Corbet, Langfield & Moore عام ١٩٦٠) .

للرؤية أهميتها فى بعض حالات الطيران العادى ، حيث يُوجه نحل العسل وأبو دقيقات إلى الأزهار ويكون للون وحجم الأزهار أهمية كبيرة . وبالمثل قد توجه الحشرات المفترسة مثل تلك التى تتبع رتبة الرعاشات والحشرات الماصة للدم إلى غذائها عن طريق الرؤية . وقد تلعب الرؤية أيضا دوراً فى عملية التلقيح كما فى الحشرات التابعة لجنس ***Hypolimnus*** (من رتبة حرشفية الأجنحة) .

تلعب حاسة الشم دوراً أيضا فى توجيه الطيران ، فالحشرة المحمولة مع الرياح تحمل بعض الروائح الخاصة كما فى سلوك التلقيح لبعض الفراشات وعند البحث عن العائل بواسطة بعض الأنواع من ذباب الجلوسينا . وقد يؤدى بخار الماء فى الجو إلى نفس التأثير حيث يتحرك الجراد للطيران فى الجو الرطب . وقد يحدث الاتجاه إلى الرياح فى هذه الحالات بواسطة حاسة الابصار ، ومن الممكن أيضا بواسطة تنبيه قرون الاستشعار أو (كما فى الجراد) بواسطة قواعد شعيرات علبة الرأس .

تطير معظم الحشرات عند إزعاجها ، وفى بعض الحشرات ترتبط النماذج المختلفة من الطيران برد الفعل الخاص بالفرار ، فمثلا الجراد الصحراوى الذى يعيش معيشة إنفرادية ينطلق كالسهم فى الهواء ثم يحط على الأرض بسرعة كبيرة . وغالبا تطير الحشرة الفرارة بطريقة ضالة وبتواتر عال أو بسرعة ارتفاع عالية (كالاهان Callahan عام ١٩٦٥) أو أنها تطارد كما فى بعض الفراشات . ويلاحظ أن السرعة العالية تؤدى إلى الهبوط على الأرض سريعا . ومن المحتمل أن تكون المنبهات التى تؤدى إلى هذه الاستجابة فى العادة إما حاسة الإبصار أو منبه آلى ، كما تستجيب بعض الفراشات التى تطير ليلا للمؤثرات الصوتية التى تصدرها الاعداء الحيوية التى تطاردها .

٦ ــ ٥ الهجرة Migration

فى طور الحشرة الكاملة لكثير ، بل لمعظم الحشرات توجد مرحلة من حياة هذا الطور يسيطر فيها نشاط الطيران على جميع مظاهر السلوك الأخرى . ويسمى الطيران الذى يحدث خلال هذه الفترة بالهجرة . وغالباً ما يبدأ هذا الطيران مباشرة بعد فترة زمنية قصيرة من خروج الحشرة الكاملة . وتتراوح هذه الفترة ما بين أيام قلائل فى معظم حشرات المن وما بين ١٥ ــ ٣٠ ساعة فى حشرة ***Ascia*** .

بعد هذه الفترة تصبح الحشرة ناضجة وعندئذ يمكن حدوث الطيران العادى أو تضمحل عضلات الطيران فى بعض الحشرات وبالتالى لا يحدث طيران بعد ذلك بالمرة . فى بعض الأحيان تحدث الهجرة بعد فترة طويلة قضتها الحشرة فى دور السكون . فى حشرة ***Eurygaster*** (من متجانسة الأجنحة) تحدث الهجرة من وإلى المكان الذى تقضى فيه فترة بياتها الصيفى عندما تحط نهائياً فى المكان المناسب لتربيتها . وفى النهاية يلاحظ أيضاً هجرة أعداد من الحشرات عندما تصبح ناضجة . ويمكن تطبيق ذلك على بعض تحركات الجراد وعلى حشرة ***Catopsilia*** (من رتبة حرشفية الأجنحة) (أنظر ويليامز Williams عام ١٩٥٨) وعلى بعض أنواع من الرعاشات (Corbet, Longfield and Moore عام ١٩٦٠) .

وتعتبر الهجرة آلية تشتت وإنتشار وتضم دائماً الإناث وليس بالضرورة ذكور الحشرات ، وعموماً فإن هذا يعتمد أساساً على سلوك التلقيح للأنواع المختلفة . ففى الجراد الصحراوى ***Schistocerca*** تحدث الهجرة لكلا الجنسين أما فى حشرة ***Eurygaster*** فإنها تطير ذكوراً وإناثا إلى المكان الذى تقضى فيه البيات الصيفى ثم بعد ذلك

تعود الإناث فقط إلى بيئتها الأصلية . وفى حشرة *Rhyacionia* (من رتبة حرشفية الأجنحة) تهاجر الإناث فقط بعد أن تكون قد لقحت ، أما الهجرة فى المن فإنها تحدث للإناث التى تتوالد بكرياً .

٦ ــ ٥ ــ ١ إتجاه الهجرة

يتأثر إتجاه الهجرة بشدة بسرعة الرياح وإتجاهاتها ، حيث تزيد سرعة الرياح كلما إرتفعنا عن سطح الأرض ، وبالتالى فإنه توجد طبقة من الهواء قريبة من سطح الأرض تكون فيها سرعة الهواء مقاربة لسرعة الرياح بينما فى المستويات الأعلى يكون العكس صحيحاً . فالطبقة التى فيها سرعة الرياح منخفضة نسبياً تسمى الطبقة المتاخمة ويختلف سمكها باختلاف الحشرات ذات السرعات الهوائية المختلفة وبوجود الحياة النباتية فى المنطقة وأنواع هذه النباتات وبسرعة الرياح . فى هذه الطبقة المتاخمة يمكن للحشرة أن توجه نفسها فى أى اتجاه ويصعب تحقيق ذلك فى الطبقات الأعلى .

الهجرة خلال الطبقة المتاخمة تحدث الهجرة لبعض الحشرات خلال الطبقة المتاخة لسطح الأرض وبالتالى فإن إتجاه الطيران يتم التحكم فيه بواسطة الحشرة نفسها . فقد لوحظ أن حشرة *Ascia monuste* تطير فى ولاية فلوريدا بالولايات المتحدة الأمريكية على ارتفاع منخفض يتراوح ما بين ١ ــ ٤ متر أعلى سطح الأرض ، حيث تطير تحت ظروف الحماية من الرياح . علاوة على ما سبق فإن هذه الحشرة تطير بقوة ويمكنها الطيران عكس اتجاه الرياح بسرعة ١٠ كم / ساعة وبالتالى يمكن القول أن حركات هذه الحشرة لا تتأثر كثيرا باتجاه الرياح . ويوجه الطيران من المستعمرات الساحلية إلى الشمال أو الجنوب فى نفس الوقت ، ويعتقد فى هذه الحالة أن اتجاه الهجرة يحدد سلوك الحشرة قبيل الهجرة مباشرة . فى نفس الوقت تتغذى الحشرة على الأزهار المنتشرة على طول الساحل الممتد من الشمال للجنوب . مما تقدم يلاحظ حدوث بعض النزعات الخاصة بالطيران الغذائى (الطيران بحثا عن الغذاء) على فترات ، ويحدث ذلك أثناء طيران الهجرة فى الاتجاه الجنوبى أو الشمالى . وقد يصبح إتجاه الطيران ثابتا كرد فعل لقرص الشمس أو بالتوجيه عن طريق الضوء المستقطب . وفى هذا الاتجاه يصبح النظام العام لطيران الهجرة محددا .

تحدث هجرة حشرة *Melolontha* أيضا خلال الطبقة المتاخمة للأرض ، وفى هذه الحالة تطير الخنافس من المكان الذى خرجت منه من العذارى إلى المكان المحتوى على أشجار الأخشاب والذى يبعد حوالى ميلين ، ويبدأ التوجيه عن طريق الرؤية حيث تثبت أعلى نقطة إبصار للحشرة أثناء الطيران على المكان المتجهه إليه والمحتوى على الخشب ، ثم يظهر أثناء الطيران عامل آخر بخلاف الرؤية وهو التوجيه عن طريق الشمس أو الضوء المستقطب المنبعث من السماء . وتتذكر الحشرة هذا التوجيه حيث تعود فترة فى الاتجاه المعاكس بهدف الوصول إلى المكان الأول الذى تفضله لقضاء دورة حياتها (شنيدر Schneider عام ١٩٦٢) . مما تقدم يمكن القول أن الهجرة التى تحدث خلال الطبقة الهوائية المتاخمة للأرض تبدأ أولا بتوجيه نتيجة عدة عوامل ولكنها بعد فترة وجيزة من حدوثها توجه بواسطة الشمس أو الضوء المستقطب .

التوجيه خارج الطبقة المتاخمة : لوحظ أن أنواع الحشرات التى تطير طبيعيا بقصد الهجرة فى الطبقة المتاخمة لسطح الأرض ، يمكنها أيضا فى بعض الأحيان أن تطير أيضا خارج هذه الطبقة ، فقد لوحظ أن حشرة ***Ascia monuste*** فى الأرجنتين تطير مهاجرة على جميع المستويات حتى ٥٠٠٠ قدم أعلى سطح الأرض . فعلى المستويات

المنخفضة يكون التوجيه متباينا بالنسبة للرياح أما فى حالة الطيران العالى فإن التوجيه يتأثر باتجاه الرياح (أنظر هايوود Haywood عام ١٩٥٣) . ويمكن تطبيق ذلك أيضا على الجراد ؛ فمثلا بعد خروج الحشرة الكاملة من جنس *Nemadaeris* يحدث الطيران بكثافة منخفضة نسبيا وفى مدى لا يتجاوز ٢٠ قدم من سطح الأرض . وهذا الطيران يلاحظ فقط فى حالة وجود سرعة رياح منخفضة حيث يمكن للحشرة أن توجه نفسها أثناء الطيران ضد إتجاه الرياح ، وهذا يقود إلى تركيز الجراد فى مكان معين وتجميعه على هيئة أسراب .

فى حالة الطيران الليلى للجراد الانفرادى من جنس *Schistocerca* لا يظهر التوجيه بالرياح إذا كانت سرعتها أقل من ٢ر٥ متر فى الثانية أو أقل ، ولكن عند زيادة سرعتها عن هذا الحد يظهر تأثيرها على اتجاه طيران الحشرة . وقد وجد أن السرعة الهوائية للجراد تبلغ حوالى ٣ متر فى الثانية وهذه الملاحظة توضح أنه فى الطبقة المتاخمة عندما تبلغ السرعة الهوائية سرعة الرياح تصبح الحشرة قادرة على التحكم فى اتجاهها أثناء الطيران ، ولكن خارج الطبقة المتاخمة ومع وجود الرياح وسرعة هواء عالية تصبح الحشرة تحت رحمة الرياح ، مع ملاحظة أن صور الأشياء التى تقع على عين الحشرة لها دور فعال فى هذا الموضوع أثناء النهار ، أما فى الليل فلا يمكن حدوث رد فعل بصرى ولكن سرعة الرياح تعتبر هى العامل الأساسى (روفى Roffey عام ١٩٦٣ ؛ والوف Waloff عام ١٩٦٣) . أما سلوك اسراب الجراد فإنه ذو طبيعة خاصة لوجود صفة التجمع فيها وبالتالى فإن هذا موضوع آخر مستقل .

للمن سرعة هوائية تقدر بحوالى ٦ر٠ متر فى الثانية وبالتالى فإن طيران هذه الحشرات فى الطبقة المتاخمة يصبح غير طبيعى نسبيا ، وعند بداية الطيران فإنها ترتفع بزاوية ميل كبيرة ويرجع ذلك إلى رد الفعل الإيجابى الضوئى للضوء ذى الموجات القصيرة ، وبالتالى فإن هذه الحشرات تُحمل بسرعة فوق الطبقة المتاخمة وتنتقل بواسطة الرياح . كثير من الحشرات الأخرى التابعة لرتب الرعاشات وغمدية وحرشفية وثنائية الأجنحة تقذف بنفسها فوق الطبقة المتاخمة بنفس الطريقة السابق ذكرها ويحدد إتجاه الهجرة بحركات كتلة الهواء الذى تجد الحشرات نفسها فيه أثناء الطيران (أنظر جونسون Johnson عام ١٩٦٦ ، فرنش French عام ١٩٦٥) .

القسم الثالث

البطن ، التناسل والتطور

The abdomen, reproduction and development

الفصل السابع

البطن *THE ABDOMEN*

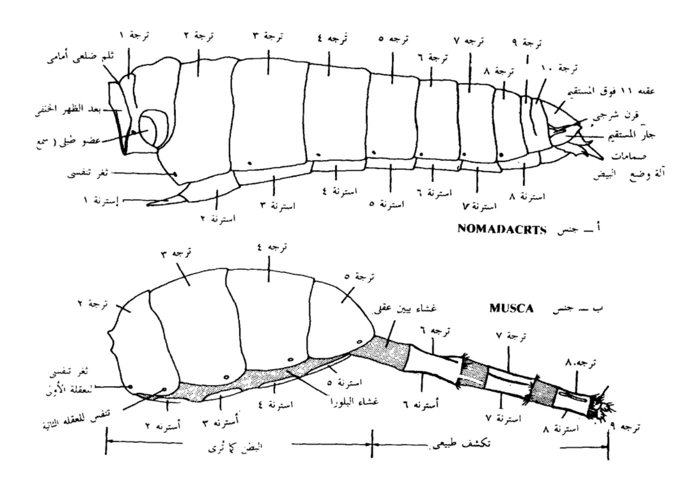
تعقيل منطقة البطن فى الحشرات أكثر وضوحاً عن تعقيل منطقتى الرأس والصدر . وتتركب البطن من عدد من العقل المتماثلة فى التكوين ، ولكن العقل الموجودة بالطرف الخلفى قد تتحور إلى أعضاء تناسلية أو آلة وضع للبيض . العقل الموجودة بالطرف الأمامى متماثلة تقريباً فى تركيبها العضلى حيث تكون هذه العضلات مسئولة عن عمليات انضغاط وامتداد البطن أى الحركات المتعلقة بتهوية الجهاز القصبى . عموماً فإن البطن تكون خالية من الزوائد إلا من تلك التى تحمل الزوائد التناسلية ، وكذلك يوجد زوج من الزوائد الجانبية تُسمى بالقرون الشرجية Cerci التى تحمل على أحد العقل الخلفية ووظيفتها فى الغالب حسية . وتوجد فى مجموعة الحشرات الغير مجنحة زوائد تسمى بالزوائد القبل تناسلية Pregenital appendages . أما اليرقات المائية فغالباً تحمل خياشيم فى حين أنه فى كثير من يرقات الحشرات ذات التحول التام تحمل زوائد بطنية تسمى بالأرجل الأولية Prolegs أو الأرجل الكاذبة .

٧ – ١ تعقيل البطن Segmentation of the abdomen

٧ – ١ – ١ عدد العقل البطنية

تتركب البطن أساساً من إحدى عشر عقلة بالإضافة إلى عقلة خلف الدبر Post - segmental telson التى تحمل فتحة الشرج . هذا التركيب الكامل لا يظهر إلا فى الحشرات الكاملة من رتبة أولية الذنب Proture وفى أجنة بعض الحشرات ذات التحول النصفى ، حيث أنه فى جميع الحالات الأخرى توجد العقل على درجات مختلفة من الاختزال فى عددها .

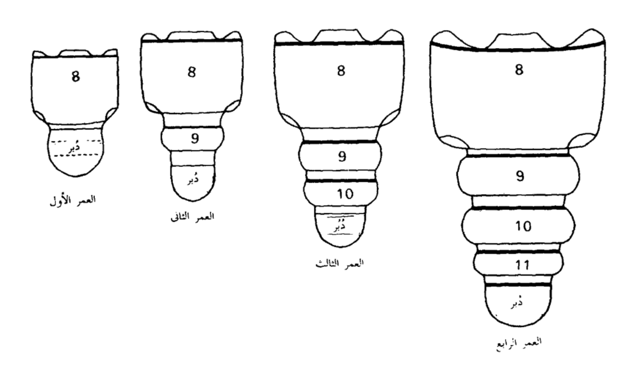
عموما يكون تعقيل البطن أكثر وضوحاً فى رتب الحشرات ذات التطور النصفى عن رتب الحشرات الأكثر تخصصاً أو ذات التطور التام . فمثلا فى حشرات فصيلة Acrididae تظهر الإحدى عشرة عقلة بوضوح (شكل ٧ – ١ ا) فى حين أنه فى حشرات فصيلة Muscidae يمكن رؤية من اثنين إلى خمس عقل ، إذ أن العقل من السادسة إلى التاسعة متراكبة تلسكوبيا داخل العقل السابقة (شكل ٧ – ١ ب) . يشذ عن ذلك حشرات الكولمبولا حيث تتركب البطن فيها من ست عقل سواء فى الجنين أو فى الحشرة الكاملة .



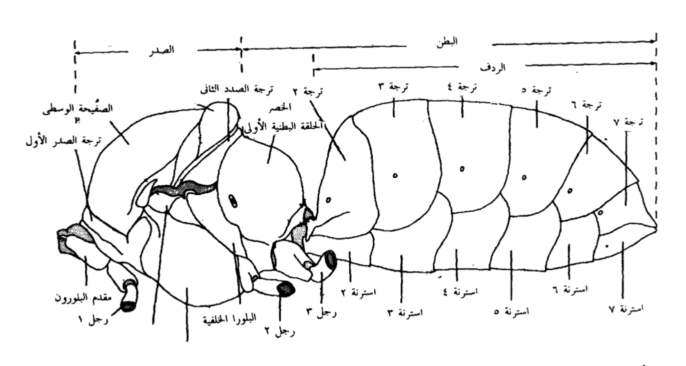
شكل (٧ ــ ١) : منظر جانبى للبطن فى د (أ) أنثى *Nomadacris*
(ب) أنثى الذباب من جنس ***Musca*** **مع ملاحظة أن العقل الطرفية ممتدة ــ (عن Hewitt, 1914, Aebrecht, 1956)**

فيما عدا الحشرات التابعه لرتبة أوليه الذنب ، فإن كل الحشرات الأخرى عند الفقس يظهر بها العدد الأقصى للعقل البطنيه . تتميز كل العقل بالجنين ويسمى هذا النوع من النمو بزائدة التشكل epimorphic . أما حشرات رتبه أوليه الذنب الخارجه من الفقس فتتركب البطن فى عمرها اليرقى الأول من ثمانى عقل بالإضافة إلى الدبر ، أما العقل الثلاث الباقية فتضاف إليها عند الانسلاخ التالى حيث تنشأ عقلتان خلف البطنيه الأخيرة وأمام الدبر (شكل ٧ - ٢) . هذا النوع من النمو يسمى النمو التصاعدى anamorphic .

وعموما فإن منطقة البطن تكون مميزة عن منطقة الصدر ولكن فى حشرات رتبة غشائية الأجنحة تلتحم العقلة البطنية الأولى مع العقل الصدرية لتكون ما يعرف بالخصر Propodeum (شكل ٧ - ٣) . أما حشرات ***Apocita*** فلا يوجد الخصر بين منطقتى الصدر والبطن ولكن ينحصر بين العقله البطنيه الأولى وباقى حلقات البطن . أحيانا تتحول العقل البطنيه الثانيه إلى امتداد عضوى يربط بين الجزئين ، أما منطقة البطن المنتفخة خلف الخصر فتعرف بالردف gaster (شكل ٧ - ٣) .



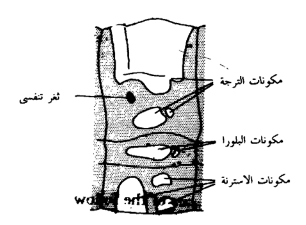
شكل (٧ ــ ٢) : رسم تخطيطى يبين النمو التصاعدى للعقل البطنية الأخيرة فى حشرة أولية Protura



شكل (٧ ــ ٣) : منظر جانبى لمنطقتى الصدر والبطن فى نحله العسل من جنس *Apis* (عن سنودجراس *Snodgrass,* عام ١٩٥٦) .

٧ - ١ - ٢ تركيب العقل البطنية

تتركب العقل البطنية النموذجية من ترجة Tergum وإسترنة Sternum وهما ذات تركيب متصلب ويتصلان معاً بغشاء يُسمىَ بالبلورا Pleura (شكل ٧ - ٦) . وفى كثير من يرقات الحشرات ذات التحول التام لا يحدث تصلب وبالتالى تركب البطن من سلسلة من العقل الغشائية كما فى كثير من يرقات رتبتى ثنائيه وغشائية الأجنحة وبعض يرقات غمدية الأجنحة ومعظم يرقات رتبة حرشفية الأجنحة ، والمناطق المتصلبه بالجسم فى هذه اليرقات تكون عبارة عن مساحات صغيرة تحمل شعيرات حسية Trichoid sensilla . حتى فى حالة وجود ترجات واسترنات واضحه ، قد تنقسم هذه إلى عدد من الصليبات ، كما فى يرقات *Calosoma* (رتبة غمدية الأجنحه) ، وفى حشرات اخرى قد تزداد درجة التصلب بوجود صليبات بغشاء البلورا (شكل ٧ - ٤) ، وهذه الصليبات قد تحمل زوائد ؛ فمثلا تنشأ الأقلام التناسلية فى الحشرات ذات الذنب الشعرى والخياشيم التنفسية فى ذباب مايو على مثل هذه الصليبات .



(شكل ٧ ـــ ٤) : منظر جانبى لعقلة بطنية فى يرقات من جنس *Calosoma* (عن Snodgrass, عام ١٩٣٥) .

وفى بعض الحالات قد تلتحم كل من الترجه والسترنه والبلورا المكونه للعقله الواحده على هيئة حلقه كامله ، ويبدو هذا واضحا فى العقل التناسليه فى كثير من ذكور الحشرات كما فى العقلة العاشرة فى ذكور رتب الرعاشات ، ذباب مايو ، جلديه الأجنحة والعقله الحاديه عشر فى الحشرات التابعة لفصيلة Machilidae .

وعادة الجزء الخلفى لكل عقلة يتخطى الجزء الأمامى من العقلة التالية وأحياناً قد تلتحم العقل المتتالية كليا أو جزئيا ، فمثلا فى الجراد من فصيله Acrididae تلتحم ترجات العقلة التاسعة والعاشرة (شكل ٧ - ٥) . وفى بعض حشرات غمدية الاجنحه تلتحم ترجه العقلتين الثانية بالترجتين التاليتين مما يؤدى إلى محو الدروز بينهما .

وتحمل عقل البطن ثغر تنفسى على كل جانب وقد توجد هذه الثغور على غشاء البلورا (شكل ٧ - ٤) أو على جانبى الترجه أو الاسترنة (شكل ٧ - ١) .

وتوجد الفتحة التناسلية فى ذكور الحشرات على العقلة التاسعة . أما فى معظم إناث الحشرات فتفتح القناة المبيضية على العقلة الثامنة أو التاسعة يشذ عن ذلك إناث حشرات رتبتى ذباب مايو وجلدية الأجنحة حيث توجد

الفتحة التناسلية خلف العقلة السابعه . وتحدث تحورات عديدة للعقل التناسلية حيث تتحور فى الذكر لتكوين جهاز التلقيح وكذلك تتحور فى الإناث لتكوين آلة وضع البيض . ويتم ذلك بتصلب وتداخل العقل البطنيه الخلفيه على طريقه التليسكوب .

لايحدث عاده أى تحور للعقل البطنيه الأمامية ، أى أمام العقل التناسلية ولو أن العقلة البطنيه الأولى قد تكون غائبه أو مختزله وتكون العقلة البطنية العاشرة عادة كاملة التكوين . أما العقلة الحادية عشرة فغالبا ما تظهر كفص ظهرى تسمى بالصفيحة الفوق شرجية epiproct ، وفصان جانبيان يعرف كل منهما بالصفيحة الشرجية الخارجية Paraproct .

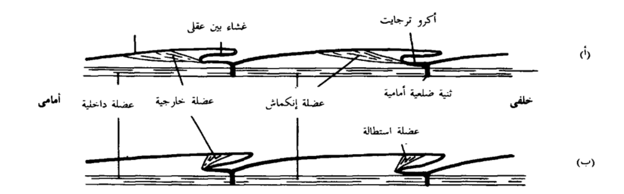
وفى رتبتى الحشرات Plecoptera ، Isoptera, و الحشرات التابعة **Blattidae** تختزل الصفيحه الفوق شرجيه وتلتحم مع ترجه العقلة العاشرة أما فى الحشرات التامه التحول فتختفى العقله الحاديه عشر تماما وبالتالى تعتبر العقله البطنيه العاشرة هى العقله الطرفيه .

وفى الحشرات المائية تحدث تحورات عديدة فى العقل الطرفية ويكون ذلك مرتبط بالتنفس .

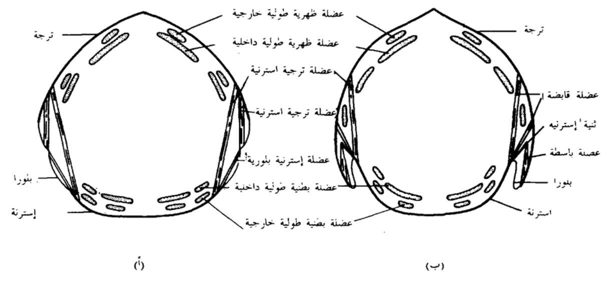
٧ - ١ - ٣ عضلات البطن

فى حالة العقل البطنيه ذات التركيب الغشائى ، كما فى العديد من يرقات الحشرات ذات التحول التام ، تمتد معظم العضلات الطوليه من الثنايا بين العقليه للعقل المتتالية (شكل ٧ - ٤) . ولكن فى حالة الحشرات ذات الجليد المتصلب يزود النظام السابق الذكر بتعقيل ثانوى ، حيث تلتحم الصلبيات بين العقلية مع الطرف الأمامى لترجه واسترنه العقله السابقه مكونه ثنايا ضلعية أماميه antecostal ridge . وفى معظم الحشرات توجد العضلات الظهريه والبطنيه فى مجموعتين ؛ خارجيه وداخليه (شكل ٧ - ٥) ، وتمتد العضلات الداخلية بين الثنايا الضلعيه الأمامية للعقل المتتالية وتساعد على تداخل العقل فى بعضها . أما العضلات الخارجيه فعاده ما تكون قصيره حيث تربط فقط بين الحافه الخلفيه للعقله مع الحافه الأمامية للعقله التى تليها ، ونتيجه لوجود بعض التراكيب بين العقل فقد تكون أصول العضله فى وضع خلف موضع إتصالها (شكل ٧ - ٥ ب) . وتبعا لذلك قد تعمل هذه العضلات كعضلات باسطة تؤدى إلى امتداد البطن وقد تزداد كفاءتها بوجود نموات جلدية **apodeme** ترتبط بها العضلات وبالتالى فإن سحب هذه العضلات يتوزع طوليا بدلا من أن يكون مائلا . وفى حالة غياب هذه العضلات الباسطه فإن امتداد البطن عادة يتم نتيجة لمرونة الجليد وبتأثير من ضغط الدم على البطن . وتترتب العضلات الظهرية الخارجية فى النطاط بشكل يؤدى إلى إنبعاج جانبى البطن عند انقباضها .

كذلك توجد عضلات جانبيه تمتد عاده بين الترجه والاسترنة ولكن أحيانا قد تنشأ أو تنغمد فى البلورا . وتأخذ العضلات الجانبيه عادة الوضع العقلى كذلك قد تأخذ مكانا بين عقلى ، وتعمل العضلات الجانبيه بانقباضها على ضغط عقل البطن ويتم إعاده إتساع البطن نتيجه لمرونه جدار الجسم وأيضا بتأثير ضغط الدم . ولكن فى بعض الحشرات تعمل بعض العضلات الجانبيه كعضلات موسعه ، وهذا يتم مثلا عندما يحمل الأصل الترجى للعضلات



شكل (٧ — ٥) : رسم يبين النظام العضلى للعضلات الظهرية الطولية فى حلقة بطنية . (أ) الترتيب النموذجى للعضلات الخارجية والداخلية وكلاهما يعمل كعضلات انكماش ؛ (ب) منشأ عضلة خارجية مرتبطة من الخلف لكى تعمل كعضلة إستطالة .



شكل (٧—٦): رسم تخطيطى لقطاعين عرضيين فى عقلة بطنية . (أ) الترتيب النموذجى للعضلات . (ب) العضلات الجانبية والتى تتميز إلى عضلات قابضة وأخرى باسطة .

بطنيا نتيجه لامتداد الترجات فى حين أن موضع الإتصال الاسترنى للعضله يحمل ظهريا على نموات جليديه (شكل ٧ — ٦ ب) .

وبالإضافة إلى العضلات الطوليه والجانبيه فهناك عضلات أخرى تختص بحركة زوائد البطن وخاصة بالأعضاء التناسليه الخارجية والثغور التنفسيه . وكذلك توجد عضلات مستعرضه تكون عضلات الأغشيه الحاجزة الظهرية والبطنيه .

٧ - ٢ زوائد البطن

Abdominal appendages

تعتبر الحشرات عموما متسلسلة عن أسلاف من الحيوانات المفصلية عديدة الأرجل التى فيها تحمل كل عقله من عقلها زوج من أرجل مشى ، وتوجد فى الحشرات أرجل نموذجية فقط على عقل الصدر ولا توجد أبداً على العقل البطنيه ، ولكن قد تحمل البطن عددا من الزوائد قد يستمد بعضها من زوائد أساسيه كذلك توجد زوائد أخرى تعتبر كأعضاء ثانوية نمت بطريقة مستقلة عن الزوائد الأوليه .

٧ - ٢ - ١ الزوائد الأولية

تحمل العقلة الحادية عشرة زوجاً من الزوائد هى القرون الشرجية Anal cerci وتنشأ من غشاءى الصفيحة الفوق شرجية والصفيحة الشرجية الخارجية . وفى غياب العقلة الحادية عشرة تنشأ القرون الشرجية من العقلة العاشرة . وتوجد القرون الشرجية فى الحشرات عديمة الأجنحة وفى الحشرات نصفية التحول فيما عدا hemipheroids ، وفى الحشرات تامة التحول توجد قرون شرجية فى رتبة Mecoptera وربما أيضا فى Symphyta .

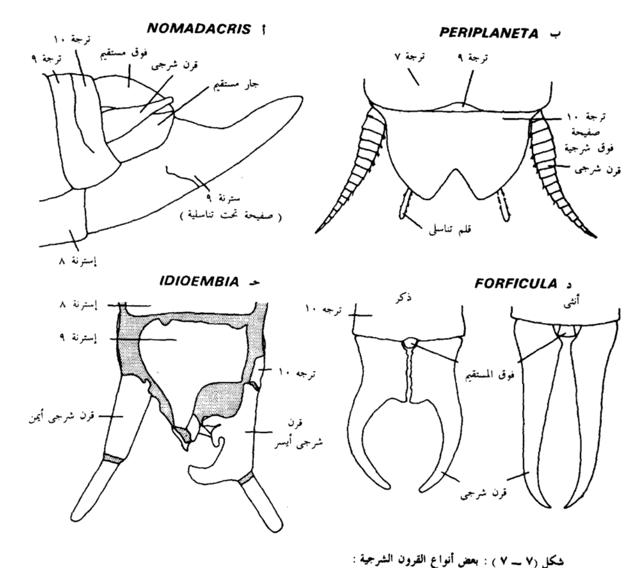
تتخذ القرون الشرجية أشكالا مختلفة . قد تكون بسيطة غير مقسمة كما فى رتبة مستقيمة الأجنحة (شكل ٧ - ١٧) ، أو مقسمة كما فى رتبة الصراصير وفرس النبى (شكل ٧ - ٧ ب) ، وقد تكون قصيرة جداً أو طويلة حيطية متساوية ، أو أطول من طول الجسم كما فى رتبة الذنب الشعرى وذباب مايو وقد تتعدى أشكال القرون الشرجية بداخل المجموعة الواحدة كما فى فوق فصيلة Acridoidea (Uvarov عام ١٩٦٦) .

ووظيفة القرون الشرجية أساساً حسية حيث يتمفصل عليها العديد من شعيرات حسية خيطية . وبالتالى تعمل هذه الشعيرات كأعضاء حس للمس أو لحركة الهواء ، وأحياناً قد تعمل كمستقبلات صوت .

وقد تختلف القرون الشرجية فى ذكور وإناث الجنس الواحد وبالتالى يعتقد بأنه قد تكون لها وظيفة عند الجماع . فالقرون الشرجية فى إناث *Calliptamus* (رتبة مستقيمة الأجنحة) تبدو مخروطية بسيطة الشكل أما فى الذكر فتظهر طويلة ملفطحة وقد تحمل من ٢ - ٣ فصوص قمية بها أسنان قوية متجهة إلى الداخل .

وفى يرقات الرعاشات من تحت رتبة Zygoptera تتحول القرون الشرجية إلى خياشيم تنفسية . أما فى يرقات ذباب مايو فالقرون الشرجية « الريشية الشكل » تشترك مع الخيط الطرفى الخلفى فى دفع الحشرة إلى الأمام فى الماء .

ولا يستمر وجود الزوائد البطنيه الأولية على العقلة العاشرة ، أما زوائد العقلتين الثامنة والتاسعة فتتحور غالبا إلى أعضاء تناسلية خارجية . وقد تحمل عقل البطن الأمامية زوائد ، ولكن من المتفق عليه أنها تنشأ فقط كزوائد عقلية فى الحشرات عديمة الأجنحة .



شكل (٧ ــ ٧) : بعض أنواع القرون الشرجية :

(أ) جنس *Nomadacris* (ب) جنس *Periplaneta* (جـ) جنس *Idiaembia* (د) جنس *Forficula*

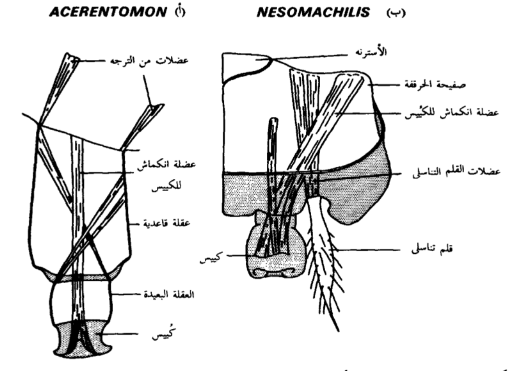
رتبة ذات الذنب القافز (كولمبولا) Collembola : توجد فى الحشرات ذات الذنب القافز ثلاث زوائد أمام تناسلية pregenital appendages على ثلاث عقل بطينه . فمن العقله البطنيه الأولى يخرج فص وسطى يمتد إلى الأمام ولأسفل بين الزوج الأخر من الأرجل (شكل ٧ – ٨) والذى يعرف بالأنبوبة البطنية Ventral Tube ، وتعمل هذه الزائدة بطرفها زوج من الحويصلات ، وتظهر طويلة وأنبوبية فى *Symphypleona* . ويعتقد أن الجزء القاعدى الغير منقسم من الانبوبة البطنية يمثل التحام حريقفات الزوائد وبالتالى تعتبر الحويصلات حويصلات حرقفية وتقلب الحريقفات بواسطة ضغط الدم بداخل الجسم ويمكن اعادة سحبها بواسطة عضلات ضامة . ويبدو أن للأنبوبة البطينة وظيفتين ، ففى بعض الحالات تقوم بوظيفة عضو إلتصاق تتمكن الحشره بواسطته من المشى على الاسطح الملساء أو المنحدره ولتسهيل ذلك فعند المشى على الأسطح الجافه ترطب الحويصلات بإفرازات من غدد

الرأس التى تفتح بالشفة السفلي والتى تتصل بالأنبوبه البطنية بواسطة أخدود فى الجليد بالخط الوسطى البطنى بمنطقة الصدر . كذلك تمكن الأنبوبة البطينة حشرات الذنب القافز من الالتصاق على سطح مائى إذ تمتاز هذه المنطقه من الجليد بقابليتها للإبتلال ، وتعتبر جميع اسطح جدار الجسم الأخرى طاردة للماء .

والوظيفة الثانية لحويصلات الأنبوبة البطنيه هى إمتصاص الماء من البيئة الخارجية .

وفى حشرات ذات الذنب القافز تُكَوِّن زوائد العقلة الثالثة والرابعة البطنية الماسك **Retinaculum** والزائدة الشوكية **furca** اللذان تستعملان فى الحركة .

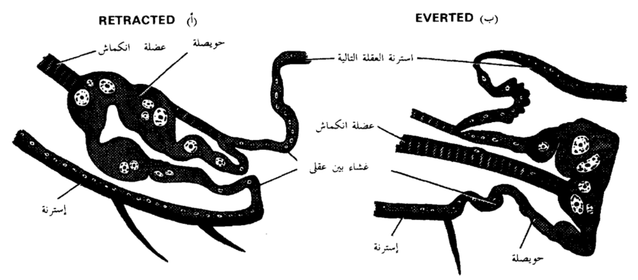
رتبة أولية الذنب Protura : تحمل حشرات رتبة أولية الذنب زوج من الزوائد على الثلاث عقل البطنية الاولى . والزوائده الكامله التكوين تتركب من عقلتين وبطرفها حوصله قابله للقلب (شكل ٧ – ٨ أ) . وتتحرك الزوائد بواسطه عضلات خارجية وداخلية وكذلك توجد بها العضلة الضامه للحوصله .



شكل (٧ – ٨) : زائدة بطنية فى حشرة أولية **Protura** من جنس *Acerentomon* ؛ (ب) زائدة بطنية فى حشرة من جنس *Nesomachilis* (رتبة **Thysanura**)

رتبه الذنب الشعرى وثنائيه الذنب Thysanura and Diplura : يوجد بالعقل البطنية من الثانية إلى التاسعة فى الحشرات التابعه لفصيله Machilidae ومن العقلة السابعه إلى التاسعه أو من الثامنة إلى التاسعه فى الحشرات التابعه لفصيلة Lepismatidae ومن العقلة الأولى إلى السابعه فى الحشرات التابعه لفصيلة Japygidae ومن العقله الثانية إلى السابعه فى الحشرات التابعه لفصيله Campodeidae زوج من الأقلام الصغيرة تخرج من صليبه قاعدية يعتقد إنها تمثل الحرقفه (شكل ٧ – ٨ ب) . وبما أن أقلام مماثلة توجد على حريقفات الأرجل الصدرية فى جنس

Machilis (رتبة ذات الذنب الشعرى) فتعتبر هذه الأقلام كحريقفات فوق قدميه epipodites . وترتبط بالأقلام حويصلات قابلة للقلب تتخذ وضعاً وسطيا وتوجد هذه الحويصلات على العقل من الأولى إلى السابعه فى فصيلة Machilidae ومن الثانية إلى السابعة فى جنس *Campodea* (رتبة ثنائية الذنب) ، ولكن فى فصيله Lepismatidae و Japygidae فعددها أقل بكثير وقد تكون غائبة . ويحدث انقلاب للحوصلة من خلال شق فى الحافة الخلفيه للعقله ويساعد ضغط الدم فى انقلابها . وتوحد أنويه كبيرة الحجم بالطرف ولكن الجدر الخلويه قد يصعب رؤيتها ، وقد يتركب النسيج الطلائى بتلك المنطقة من مدمج خلوى (شكل ٧ – ٩) . وتنشأ العضلات الضامه للحويصله فى وضع متقارب على الحافه الأمامية للإسترنة . وكما فى حشرات الذنب القافز قد تمتص الحويصلات الماء من البيئة الخارجية .



شكل (٧ – ٩) : قطاعان يبينان عضلات الانكماش والتمدد فى حويصلة فى حشرة من جنس *Campodea* (أ) إنكماش ، (ب) تمدد

٧ – ٢ – ٢ الزوائد الثانوية .

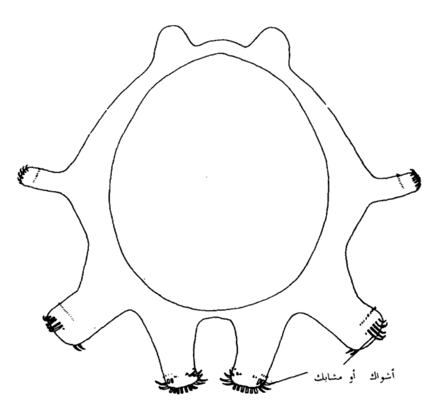
زوائد البطن تكون غائبة من على العقل الأمام تناسلية فى معظم الحشرات الكاملة فيما عدا الحشرات عديمة الأجنحة . ولكن تنتشر هذه الزوائد على يرقات الحشرات ذات التحول التام وقد تأخذ شكل خياشيم تنفسية فى اليرقات المائية . ويعتقد بعض الباحثين أن هذه الزوائد تنشأ من الزوائد الأولية (سنودجراس Snodgrass) عام ١٩٣٥) ولكن من الأصح اعتبار معظم زوائد البطن كنموات ثانوية (هنتون (Hinton,) عام ١٩٥٥) .

وتوجد خياشيم تنفسية على عقل البطن فى العديد من يرقات الحشرات المائية فمثلا حشرات رتبة ذباب مايو تحمل ستة أو سبعة أزواج من الخاشيم الورقية أو الخيطية الشكل شكل (٧ – ٩) وتتحرك هذه الخياشيم بواسطة عضلات ، وقد تلعب دوراً مباشراً فى تبادل الغازات ، والغالب ترجع أهمية الخياشيم إلى إستمرار تدفق الماء حول جسم الحشرة ، كذلك قد توجد حزم شعرية خيشومية على العقلتين البطنيتينالأولى والثانية وربما على الثالثة أيضا كذلك قد توجد الخياشيم التنفسية بالقرب من فتحه الشرج كما فى يرقات رتبة Plecoptera أما يرقات جنس *Sialis* (رتبة Megaloptera) فتحمل سبعة أزواج من الخياشيم التنفسية كل منها يتركب من خمس حلقات

(شكل ٧ - ١١٢) ، وكذلك تخرج زائدة خيطية طرفية من العقلة التاسعة . وتوجد خياشيم تنفسية مماثلة ولكن غير مقسمة فى يرقات حشرات غمدية الأجنحة . أما يرقات رتبة Trichoptera فبها خياشيم خيطية فى سلسله جانبية ظهريه وبطنيه .

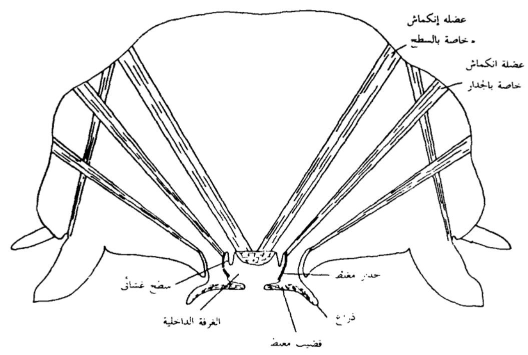
تخرج زوائد شبه قدمية كنموات من جدار الجسم فى العديد من يرقات الحشرات ذات التحول التام وتعرف بالأرجل الأولية Prolegs . تتمدد هذه الزوائد بواسطة ضغط الدم وتتحرك بواسطة عضلات جدار الجسم بالإضافة إلى عضلات أخرى موضع إتصالها بقاعدة الأرجل الأولية . وقد يزود الطرف البعيد للأرجل الأولية بأشواك أو مشابك بواسطتها تتعلق الحشرة بأسطح البيئة . وقد تكون الأرجل الأولية غير كاملة النمو وتحل محلها وسادة لحمية مزودة بأشواك والتى تُسمى فى هذه الحالة بحاشية الزحف Creeping welt (شكل ٧ - ٩) وتكون بذلك شبيهة بالأرجل الأولية . تنتشر حاشية الزحف والأرجل الأولية فى يرقات ثنائية الأجنحة وقد تحمل بعضها عدة أرجل أولية على العقله الواحدة (شكل ٧ - ١٠) . وفى حالات أخرى قد تنتشر حاشة الزحف دائريا حول العقله .

وقد تحمل يرقات ثنائيه الأجنحة ممصات بطنيه تنشأ من الأرجل الأولية ، فمثلا فى يرقات جنس *Maruina* يوجد ممص على العقل البطنية من الأولى إلى الثامنة وهذه تُمكنّ اليرقات من الثبات فى موضعها على الجدر . وفى يرقات أخرى من جنس *Horaiella* يحمل السطح البطنى لعدة عقل ممصاً واحداً كبيراً محدد بخصلة شعر .



شكل (٧ - ١٠): قطاع عرضى فى عقله فى يرقة Tabinid مبينا العديد من الأرجل الأولية بالإضافة إلى أزواج ظهرية وجانبية عن هنتون Hinton، عام ١٩٥٥)

ويوجد باليرقات التابعة لفصيلة Blepharoceridae – (التى تعيش فى الأنهار الجارية أو الشلالات) – ممصات على العقل البطنية من الثانية إلى السابعة . وكل ممص به حافة رخوة خارجية وبحد أمامى غير كامل ، (شكل ٧ – ١١) وللممص قرص وسطى يدعم بواسطة أعمدة متصلبة متقاربة ، ويوجد ثقب فى منتصف القرص أيضا ذو جدار متصلب وسقف شديد الثنايا وتنغمد عضلات فى السقف وبحافة الجدر المتصلبه للغرفة الداخلية . وعند انقباض هذه العضلات يزداد حجم الغرفة وفى نفس الوقت تنضغط حافة الممص إلى أسفل على السطح الخارجى مؤديه إلى حدوث تفريغ جزئى وبذلك يلتصق الممص بالسطح .



شكل (٧ – ١١) : قطاع عرضى فى العقلة البطنية السادسة فى يرقه *blepharocerid* مبيناً الممص البطنى .

فى حالة عدم وجود ممصات فتستطيع الكثير من يرقات ثنائية الأجنحه أن تحدث تأثير الممص بواسطة رفع الجزء الوسطى للسطح البطنى من جسمها مع ابقاء الجزء الأمامى والخلفى على إتصال بالسطح .

أخيراً قد تستعمل الأرجل الأولية للإمساك بالفريسة فى عدد قليل من يرقات ثنائية الأجنحة مثل يرقات جنس *Vermileo* التى تعيش فى حفر بالتربة الجافه وتتغذى بأسلوب مماثل لحشرات سد النمل ، حيث ترقد اليرقة على ظهرها وسطحها البطنى لأعلى ، وعند سقوط الفريسه فى الحفرة تمسك بها بواسطة أرجل أوليه وسطيه على السطح البطنى للعقلة البطنية الأولى .

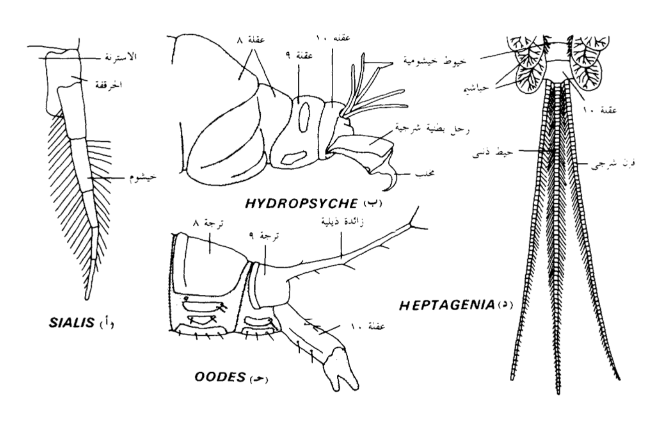
وبالتالى يمكن القول أنه توجد أرجل أوليه فى العديد من فصائل رتبة ثنائية الأجنحة وتتخذ وظائف عديدة .

وتنشأ أيضا أرجل أوليه واضحة فى يرقات رتبة حرشفية الأجنحة ، ويوجد زوج على العقل البطنية من الثالثة إلى السادسة وكذلك على العقلة العاشرة . وتشير بعض دراسات علم الأجنه إلى أن هذه الأرجل الأولية قد يكون ذات تسلسل متجانس بالأرجل الصدرية . ولكن معظم الأدلة الأخرى تعارض هذا الاعتقاد (هنتون Hinton, عام ١٩٥٥ . وتزود الأرجل الأولية من الطرف البعيد بإبر شوكية التى تكون حلقة كاملة . ولكن فى اليرقات

المتسلقه تتخذ الأرجل الأولية وضعا للخارج قليلا تجاه جانب الجسم ويكون بها صف وسطى من الإبر الشوكية وبذلك تكون اليرقة مهيئة للتعلق بالأفرع الشجرية . توجد اليرقات المتسلقة فى كثير من الفصائل من ضمنها Sphingidae و Geometridae .

وتختلف عدد الأرجل الأولية فى يرقات حرشفية الأجنحة ، فيرقات فصيلة Megalapygidae تحمل أرجلاً أولية على العقل البطنية من الثانية إلى السابعة وأيضاً العاشرة ، مع ملاحظة أن تلك التى توجد بالعقل الثانية إلى السابعة لا يوجد بها إبر شوكية . وفى حالات أخرى قد يختزل عدد الأرجل الأولية ، فمثلا فى فصيلة Geometridae يوجد منها زوجان فقط على العقلة السادسة والعاشرة ، وقد تختفى كليا من يرقات ناخرات الأوراق ومن الحشرات التابعة لفصيلة Eucleidae ولكن بعضها قد يحمل ممصات بطنية ضعيفة التكوين على العقل البطنية من الأولى إلى السابعة .

وفى بعض يرقات فصيلة Notodontidae تتحور الأرجل الأولية الشرجية إلى أغراض دفاعية . ففى جنس *Cerure* تظهر كنموات رفيعة عادة تتجه إلى الخلف ولكن فى حاله لمس طرف بطن اليرقة فإنها تنثنى إلى الأمام



شكل (٧ ــ ١٢) : (أ) منظر ظهرى للخياشيم التنفسية فى جنس *Sialis* (ب) منظر جانبى للعقل البطنية الطرفية فى جنس *Hydropsyche* (رتبة ترايكوبترا) مبيناً الخياشيم التنفسية ورجل أولية شرجية . (جـ) منظر جانبى للعقل البطنية الطرفية فى جنس *Oodes* (رتبة غمدية الأجنحة) مبينا الزائدة البطنية الطرفية . (د) منظر للعقل الطرفية فى جنس *Heptagenia* (رتبة ذباب مايو) مبيناً الخياشيم التنفسية والقرون الشرجية والزائدة الوسطية الذيلية (عن سنودجراس .Snodgrass عام ١٩٣٥) .

وتنقلب زائدة رفيعة وردية اللون من طرف كل نمو ، وفى نفس الوقت ترفع اليرقة رأسها وصدرها من على سطح الأرض وتفرز حامض الفورميك من غدة بطنية توجد بعقلة الصدر الأول .

وقد تظهر أرجل أوليه إصبعيه الشكل ولكن بدون إبر شوكيه على العقل البطنيه من الأولى إلى الثامنه فى يرقات رتبة Mecoptera . ولا يوجد بداخلها عضلات ولكن تتحرك نتيجة إختلاف ضغط الدم وبحركه العضلات للمناطق المجاوره بالجدار البطنى للجسم . كذلك توجد أرجل أوليه بدون إبر شوكيه فى عقل بطن يرقات Symphyta وخاصة التابعه Tenthredinoidea ويترواح العدد بين سته وتسعه أزواج .

أخيرا توجد فى يرقات رتبة Trichoptera أرجل أوليه شرجية على العقله البطنية العاشرة (شكل ٧ – ١٢ ب) يختلف درجة نموها . وفى فصيله Limnephilidae تكون الأرجل الأولية كامله النمو وتتركب من عقلتين قاعدتين مزوده بمخلب طرفى وبكل منها عضلات خافضة ورافعة وبواسطة هذه الزوائد وبالإضافة إلى وجود حلمات قابله للإنكماش على العقلة البطنيه الأولى تتمكن اليرقه من التمسك وتثبيت نفسها .

٧ – ٢ – ٣ زوائد أخرى

قد توجد زوائد أخرى بخلاف الأرجل الأولية والخياشيم التنفسية وهذه الزوائد قد تتخذ شكل كنمو وسطى للعقلة البطنية الأخيرة . فحشرات رتبتى ذباب مايو والذنب الشعرى بهما خيط يشبه القلمين التناسليين (شكل ٧ – ١٢ د) . وليرقات الرعاش من تحت رتبه Zygoptera خيشوم وسطى على الصفيحة الفوق شرجية . أما يرقات الحشرات التابعة لفصيلة Sphingidae فتوجد بها شوكة طرفية على الجهة الظهرية للعقلة العاشرة . ويوجد بيرقات البعوض والهاموش أربع حلمات مرتبة حول فتحة الشرج . وتقوم هذه الحلمات بوظيفة تنظيم المحتوى الملحى فى جسم الحشرة . وفى المن يوجد زوج من النموات على هيئة أنابيب تُسمىَ قرنيات Cornicles تمتد من الجهة الظهرية للعقلة السادسة . وهذه الزوائد تخرج سائل شمعى قد يحمى الحشرة من المفترسات .

الفصل الثامن

الجهاز التناسلى

REPRODUCTIVE SYSTEM

الذكر

THE MALE

٨ – ١ مراحل تكوين الحيوانات المنوية Spermatogenesis

يوجد فى الطرف القمى لكل أنبوبة خصوية المنطقة المنشئه أو الجرثومية germarium حيث تنقسم الخلايا الجرثومية بهذه المنطقة إلى أمهات منى Spermatogonia (شكل ٨ – ١) . فى رتبة الصراصير وفرس النبى ومستقيمة الأجنحة ونصفيه الأجنحة المتجانسه وحرشفية الأجنحة ، تحصل أمهات المنى على العناصر الغذائية اللازمة لها من خليه كبيرة بالمنطقة الجرثومية تُسمىَ الخلية القمية Apical cell التى تتصل أمهات المنى بها بواسطة إتصالات سيتوبلازمية . أما فى رتب حشرات ثنائية الأجنحة ونصفية الأجنحة الغير متجانسة فإن العناصر الغذائية تتوفر لأمهات المنى من مدمج خلوى عديد الأنوية . وقد شوهد فى رتبة ثنائية الأجنحة انتقال الأجسام السبحية (الميتوكندريا) من هذا المدمج إلى أمهات المنى (كارسون ,Carson عام ١٩٤٥) .

تفقد هذه الاتصالات القمية بعد فترة وترتبط أمهات المنى بخلايا أخرى تحيط بها على هيئة حويصلة خلوية Cyst ، وقد توجد واحدة أو اكثر من أمهات المنى بداخل الحويصلة الخلوية ، وقد تكون الخلايا المكونة لهذه الحويصلة أصلاً عبارة عن أمهات منى لم تحصل على العناصر اللازمة لنموها ، وبالتالى فشلت فى تطورها الطبيعى . وقد تتوفر كمواد غذائية للخلايا المنوية النامية . فى الحشرات من جنس *Popillia* (رتبة غمدية الأجنحة) قد ينغمد مقدم خليه أمهات المنى أثناء إحدى مراحل نموها فى جدار الحويصلة الخلوية حيث قد يسهل ذلك انتقال المواد الغذائية إليها أندرسون (,Anderson) عام ١٩٥٠ . وفى الحشرات التابعة لرتبة نصفية الأجنحة غير المتجانسة تنشر ضمن الحويصلة خلايا مغذية كبيرة وذات أنوية منتظمة الشكل .

وانتاج أعداد كبيرة من أمهات المنى يؤدى إلى اندفاع الخلايا المتكونة سابقاً فى اتجاه قاعدة الأنبوبة الخصوية وبالتالى يمكن الحصول على تتابع من خلايا تناسلية فى مراحل نمو مختلفة بداخل كل أنبوبة خصوية ، أحدثها تكويناً توجد فى الطرف البعيد بالمنطقة الجرثومية وأكبرها عمراً توجد عند قاعدة الأنبوبة فى إتجاه الوعاء الناقل .

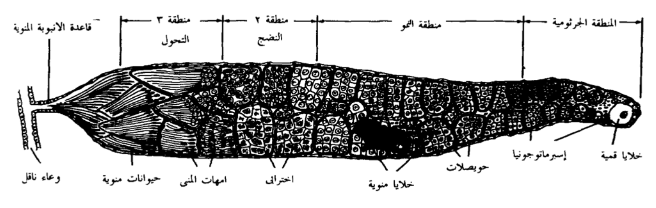
ويمكن تمييز ثلاث مناطق للنمو أسفل المنطقة الجرثومية (شكل ٨ – ١) وهى :

١ – منطقة النمو Zone of growth وتزداد بتلك المنطقة أمهات المنى فى الحجم وهى محصورة داخل حويصلة خلوية وتنقسم عدة انقسامات غير مباشرة مكونة خلايا منوية *Spermatocytes* .

٢ – منطقة النضج والاختزال Zone of maturation and reduction وهى المنطقة التى تنقسم فيها كل خلية منوية إنقسامين إحدهما اختزالى ، وتتكون طلائع المنى Spermatids .

٣ – منطقة التحول Zone of transformation . وفيها تتحول طلائع المنى إلى حيوانات منوية ذات ذنب Spermatozoa ويطلق عليها عملية التحول Spermiogenesis .

وحيث أن خلايا الحويصلة الواحدة تشتق جميعاً من خلية واحدة من خلايا أمهات المنى فيلاحظ أن مراحل نموها جميعا متزامن ، ويعتمد عدد الحيوانات المنوية بكل حويصلة خلوية على عدد الإنقسامات التى تحدث فى الخلايا المنوية مع ملاحظة أن هذا العدد ثابت فى الجنس الواحد . فيوجد ما بين ٥ – ٨ انقسامات للخلايا المنوية فى الحشرات التابعة لفصيلة Acrididae وسبعة إنقسامات فى الحشرات التابعة لجنس *Melanoplus* وذلك قبل حدوث الإنقسام الإختزالى وفى النهاية يوجد بكل حويصلة حوالى ٥١٢ حيواناً منوياً . يتكون عادة أربعة حيوانات منوية من كل خلية منوية .



شكل (٨ – ١) : شكل توضيحى لحويصلة خصوية مبيناً مراحل تكوين الحيوانات المنوية . (عن ويجلسورث Wigglesworth عام ١٩٦٥) .

ولكن فى كثير من الحشرات مثال coccids والتى تحتوى الطلائع المنوية فيها على كروموسومات غير متجانسة ، فإن بعض الخلايا تتحلل بحيث يتكون فى النهاية حيوانين منويين فقط من كل خليه منوية ، وتحتوى كل حويصلة على ٣٢ حيوان منوى فقط (نور Nur عام ١٩٦٢) أما فى حشرات جنس *Sciara* (رتبه ثنائية الأجنحة) فإن حيوانا منوياً واحداً فقط يتكون من كل خليه منوية وذلك بسبب عدم تجانس توزيع الكروموسومات والسيتوبلازم اثناء الانقسام الإختزالى فيليبس (Phillips,) عام ١٩٦٦ .

تحدث تغيرات كيماوية حيويه اثناء مراحل تكوين الحيوانات المنوية حيث يلزم لحدوث الإنقسامات الخلوية المتتالية تخليق كميات كبيرة من الحمضين النوويين RNA و DNA ولكن تقف عملية تخليق الحمض الآخير قبل بداية الإنقسام الإختزالى فى حين تستمر عمليه تخليق الحمض الأول إلى أن تبدأ الطلائع المنوية فى التكوين ثم تقف عمليات تخليق هذا الحمض . ويتم إزالة RNA من النواة ثم من الخليه وذلك اثناء استطالة النواه .

ويرجع الإنخفاض فى تخليق RNA إلى زيادة فى انتاج ماده الأرجنين الغنى بالهستون والذى يرتبط بالحمض النووى DNA ويمنعه كممهد لتخليق الحمض النووى RNA . وقد إقترح بعض الباحثين أن هذه الميكانيكية تحمى المادة الوراثية اثناء انتقالها من جيل إلى جيل (بلاك ، برانش Black & Brach عام ١٩٦٤ ؛ موكينتالير Muckenthaler عام ١٩٦٤) . ويختلف الوقت اللازم للإنتهاء من تكوين الحيوانات المنوية باختلاف الحشرات ، ففى حشرات جنس *Melanoplus* تستغرق هذه العمليه حوالى ٢٨ يوما ، منها ٨ – ٩ أيام لإنقسام الخلايا المنوية أما مرحلة تحول طلائع المنى إلى حيوانات منوية فتتم فى ١٠ أيام (موكينتالير Muckenthaler عام ١٩٦٤) وفى معظم الحشرات يتم الإنقسام الإختزالى قبل الإنسلاخ الأخير أما فى الحشرات التى لا تتغذى فى الطور الكامل فتتم تكوين الحيوانات المنوية قبل خروج الحشرات الكاملة .

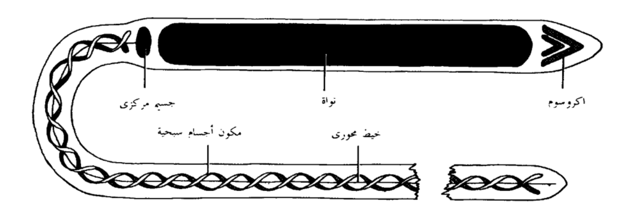
٨ – ١ – ١ تركيب الحيوان المنوى الناضج

فى حشرات جنس *Parlatoria* (رتبة نصفيه الأجنحة المتجانسه) وجنس *Rhodnius* (رتبة نصفية الأجنحة الغير متجانسه) وجنس *Orgyia* (رتبه حرشفيه الأجنحة) يكون الحيوان المنوى الناضج خيطى الشكل ويبلغ طوله حوالى ٣٠٠ ميكرون وقطره اقل من ميكرون واحد ، فى حين أنه قد يصل طول الحيوان المنوى الواحد فى ذباب الدروسوفيلا إلى ١,٧ مم ويتساوى قطره فى منطقة الرأس مع قطره فى منطقة الذيل تقريبا (شكل ٨ – ٢) . تشغل النواه معظم منطقة الرأس ويحيط بها طبقة دقيقة من السيتوبلازم . ويظهر الأكروسوم أمام النواه والذى يبدو فى حشرات جنس *Acheta* (رتبة مستقيمة الأجنحة) على هيئة تركيب مخروطى مزدوج (٨ – ٤ – د) . فى الغالب تكون وظيفة الأكروسوم هى إلتصاق الحيوان المنوى على البيضة كما يقوم بتحليل أغلفة البيضة لتسهيل مرور ودخول الحيوان المنوى فيها .

يوجد الجسم المركزى (centriole) خلف النواه مباشرة ومنه ينشأ الخيط المحورى الذى يمتد بطول ذيل الحيوان المنوى ويتركب الخيط المحورى من عدد من الأنيبيات الدقيقة تترتب فى الحيوانات المنوية لحشرات جنس *Drosophila* والنطاطات وغيرها من الحشرات فى شكل دائرة حلقية مكونة من تسعه أزواج من أنيبيات ذات جانبين تحيط بأنبوبتين مركزيتين ، أما خارج الدائرة الحلقيه المزدوجه فيوجد تسعه أنيبيات إضافية (شكل ٨ – ٣) . ويعتقد أن الدوائر الحلقيه ومابها من أنيبيات دقيقة هى المسؤله عن إحداث الحركه لذيل الحيوان المنوى بايشوب (Bishop,) . عام ١٩٦٢ وتوجد مشتقات الجسيمات السبحيه الطويله على كلا جانبى الخيط المحورى أو ملتفة حلزونيا حوله ، ويعتقد أنها توفر الطاقه اللازمة لحركه ذيل الحيوان المنوى (شكل ٨ – ٢) .

تتجمع الحيوانات المنويه فى حشرات Coccids فى حزم دائما وتكون خاليه من أى تراكيب خلويه . وفى جنس *Parlatoria* تظهر النواه كتركيب معتم بدون غلاف محدد وتغيب مشتقات الجسيمات السبحيه ويقترح الباحث روبنسون (Robinson عام ١٩٦٦ أن السيتوبلازم المتجانس بالحيوان المنوى بهذه الحشرات عباره عن منتجات من الجسيمات السبحيه وتعتبر من الناحية الوظيفية كمخزن للطاقة وبالتالى فإن وجود هذه الجسيمات غير

ضرورى . كذلك لا يوجد غشاء بلازما ، ويتكون الجدار الخارجى لكل حيوان منوى من دائره مكونه من عدد من الأنيبيبات الدقيقة يتروآح عددها ما بين ٤٥ – ٥٠ بقطر يساوى ٢٠ أنجستروم . وتمتد هذه الأنيبيات بطول الحيوان المنوى وربما يكون لها علاقة بحركه الحيوان المنوى بدلا من الخيط المحورى .

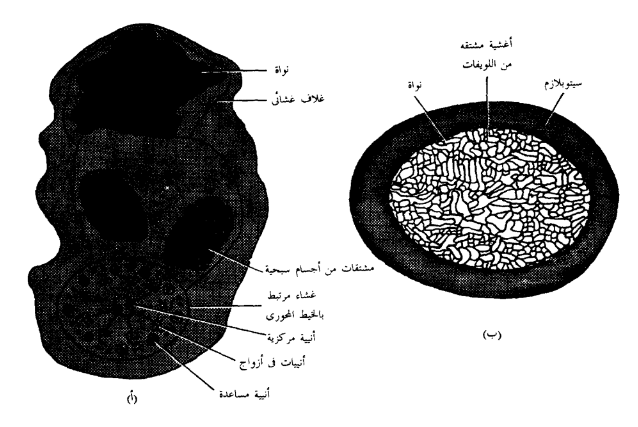


شكل (٨ ــ ٢) : رسم تخطيطى للتركيب المحتمل لحيوان منوى فى حشرة (عن ديفى Dave، عام ١٩٦٥ أ) .

يغيب الترتيب النموذجى ٩ – ٢ للأنيبيات فى الخيط المحورى فى جنس *Sciara* وفى هذا الجنس يوجد ما بين ٧٢ – ٧٦ زوجا من الأنيبيات مرتبة فى قوس أو حلزون يغلف مشتقات الجسيمات السبحية من الجهة السفليه .

وتظهر مشتقات هذه الجسيمات كخط واحد غير مزدوج وتمتد بطول الحيوان المنوى ويمكن تميزها إلى جزء متجانس ممثل للجسم السبحى ويمتد بطوله أو من أحد جوانبه قضيب يظهر متبلور . وقد شوهد مثل هذا القضيب المتبلور فى حشرات السمك الفضى *Thermobia* (رتبه ذات الذنب الشعرى) وجنس *Macroglossa* و *Pieris* (رتبه حرشفيه الأجنحة) . فى حين أنه فى ذباب الدروسوفيلا شوهد الجسم السبحى فقط ويعتقد أن هذا الجزء يمثل أقصى تركيز للأعراف السبحية التى تمثل تركيز أنزيمات التنفس (ماكيلكس Makielski عام ١٩٦٦) فى الحشرات التابعة لجنس *Sciara* يطرح الجزء المتجانس لمشتق الجسم السبحى بعد ساعات قليلة من وصول الحيوان المنوى إلى القابلة المنوية بجسم الأنثى وأثناء ذلك يصبح الحيوان المنوى قادراً على الحركه . ويقترح ماكيلكسى Makielski عام ١٩٦٦ أنه بعد ذلك فقط تستطيع الحيوانات المنوية إخصاب البيضة . ومعروف أن الحيوانات المنويه فى مجاميع الحيوانات الأخرى تحتاج إلى فترة من النمو بداخل جسم الأنثى قبل أن تصبح قادره على إحضاب البيض وتعرف هذه الظاهرة باسم Capacitances .

الحزم المنويه Sperm bundles : فى كثير من الحشرات تتجمع الحيوانات المنوية فى حزم ويحدث ذلك على الأقل اثناء مراحل تكوينها أو يستمر وجود هذه الحزم حتى أنها تنقل إلى الأنثى على هذا الشكل . وعاده توجد الحيوانات المنوية فى ذكور الحشرات التابعة لجنس *Thermobia* فى أزواج حيث تلتف حول بعضها ولو أن لكل منها غشاء خاص بها ، وبالإضافة إلى ذلك قد يوجد غلاف خارجى يضم الحيوانين المنويين معا . كذلك الحيوانات المنوية فى ذكور الحشرات التابعه لرتبه غمدية الأجنحة قد توجد فى ازواج ايضا .



شكل (٨ ــ ٣) : (أ) قطاع عرضى فى حيوان منوى من جنس *Thermobia* ، (ب) قطاع عرضى خلال مجموعة من أمهات المنى فى حشرة من جنس *Thermobia* ؛ و تظهر الواة على هيئة شبكة .

وقد لوحظ فى مجموعة حشرات Coccids نوع خاص من الحزم المنويه ، ففى هذه الحشرات تحتوى كل حويصله على ٣٢ حيوانا منويا ، وهذه تنفصل فى حزمتين بكل منها ١٦ حيوانا منويا وتغلف كل حزمه بغلاف مكون من نسيج ضام وعندئذ يتحلل جدار الحويصلة الخلويه . وقد لوحظ فى جنس ***Pseudococcus*** أن الحزم المنويه أطول بكثير من الحيوانات المنوية التى بداخلها والتى تشغل الجزء الوسطى منها فقط ، أما الطرف الأمامى للحزمة فيظهر به إلتواء لولبى الشكل ، ويعتقد أن له علاقة بحركه الحيوان المنوى نور (Nur,) عام ١٩٦٢ . أما فى جنس *Parlatoria* فيتساوى طول الحزمه مع طول الحيوانات المنوية التى بداخلها وتترتب هذه الحيوانات المنويه فى اتجاه واحد بداخل الحزمه وتكون حركه الحزمة نتيجه النشاط المشترك للحيوانات المنويه التى بها (روبنسون (Robinson,) عام ١٩٦٦) .

فى رتبتى مستقيمة الأجنحة والرعاشات يوجد نوع آخر من الحزم المنويه يطلق عليها الشرائط المنويه Spermatodesms ، وتتماسك الحيوانات المنوية للحزمة الواحدة بواسطة غشاء هلامى حيث تنغمس فيه منطقة رأس الحيوان المنوى . تنفصل الحيوانات المنوية عادة عند وصول الشرائط المنوية إلى الوعاء الناقل ، ولكن فى الحشرات التابعه لفصيله Acrididae يستمر وجود الشرائط المنوية لحين إنتقالها داخل جسم الأنثى .

٨ - ١ - ٢ عملية تحول طلائع المنى إلى حيوانات منويه .

تتكون طلائع المنى بعد الإنقسام الإختزالى مباشرة وتظهر هذه كخليه مستديره بها المكونات الخلوية المعروفه ، ويلى ذلك حدوث تعديلات بها ينتج عنه تحويلها إلى حيوان منوى وتسمى هذه العمليه **Spermiogenesis** حيث تشمل إعادة تنظيم المكونات الخلوية . وفيما يلى دراسه لكل مكون خلوى على حدة :

الأكروسوم Acrosome : ينشأ الأكروسوم ولو جزئيا من مادة جولجى التى تنتشر فى سيتوبلازم الخلايا المنوية على هيئة جسيمات إصبعيه **dictysome** يترواح عددها ما بين ٣٠ إلى ٤٠ جسيم بالخليه ، وينتشر على هيئة عدة أغشية مزدوجة متوازية ترافقها الفجوات والحويصلات المميزة . فى جنس *Acheta* تلتحم هذه الجسيمات عقب الإنقسام الإختزالى مكونة جسم واحد يطلق عليه الخلايا المولدة للأكروسوم **acroblast** ويتكون هذا الجسم من ٦ إلى ١٠ أغشية والتى تتقوس على هيئة كأس ويرافقها من الداخل والخارج الفجوات والحويصلات (شكل ٨ - ٤ ب) .

يظهر بالطلائع المنوية المتقدمة حبيبة تسمى الحبيبة الأكروسومية الابتدائية وتوجد فى كأس الخلايا المولده للأكروسوم وتزداد تدريجيا فى الحجم . تهاجر الخلايا المولدة للأكروسوم بحيث يتجه سطح كأسه المفتوح تجاه النواة أما الحبيبة فيظهر بها غشاء بينى وتتحرك تجاه النواه وترتبط بها (شكل ٨-٤ جـ)

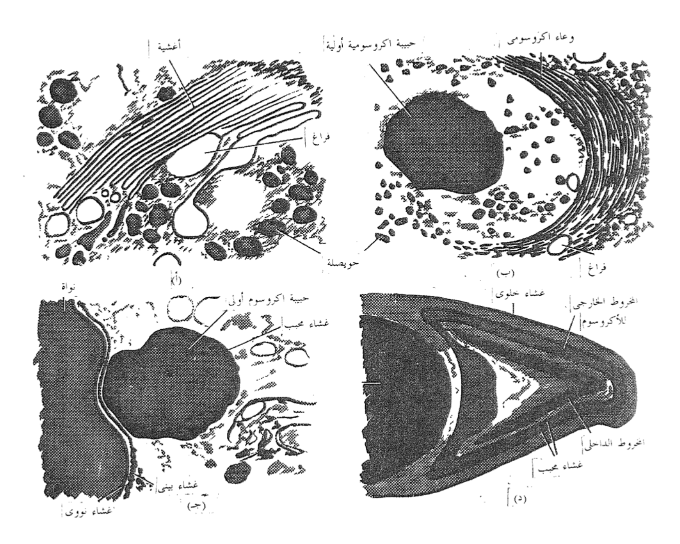
تبدأ الخلية فى الإستطالة ويهاجر غشاء الخلايا المولدة للأكروسوم إلى الطرف الخلفى لطلائع المنى ويطرح مع معظم السيتوبلازم والمحتويات الخلوية الأخرى . أما الحبيبة الأكروسومية الإبتدائية فإنها تُكَوِّن الأكروسوم وتتخذ الشكل المخروطى ويظهر بها تجويف حيث يتكون به مخروط آخر داخلى (شكل ٨ - ٤ د) كاى (Kaye,) عام ١٩٦٢) .

وفى جنس *elastocoris*ع (رتبه نصفيه الأجنحة الغير متجانسه) يتكون الاكروسوم الإبتدائى من إلتحام الحبيبات فى جهاز جولجى ولا تتكون الخلايا المولده للأكروسوم وقد يتم ذلك ايضا فى الحشرات التابعه لفصيله Acrididae باين (Payne,) عام ١٩٦٦) .

النواه *Nucleus* : فى النطاطات تظهر النواه فى طلائع المنى حديثه التكوين بالشكل النموذجى للمرحله البينيه للإنقسام حيث تكون الألياف الكروموسوميه فيها بدون توجيه وتمثل هذه الألياف الوحدات المورفولوجيه للكروموسومات ، ويبلغ قطرها حوالى ٢٠٠ أنجستروم ، وتتركب من وحدتين قطر كل منها حوالى ١٠٠ أنجستروم . تستطيل النواه وتستدق وأثناء ذلك ترتب الألياف الكروموسوميه فى خطوط منتظمة تقريبا موازية للمحور الطولى للنواه .

تنقسم الألياف الميكرونيه ذات ١٠٠ أنجسترم إلى ألياف دقيقة جدا ، قطر الواحدة منها ٤٠ أنجستروم ، وفى نفس الوقت يختفى البروتين الغير هستونى من النواة وتترتب الألياف ذات القطر ٤٠ أنجستروم بشكل شبكى كثيف داخل النواه (شكل ٨ - ٣ ب) ، وتستطيل النواه وتستدق فى القطر ، وأثناء ذلك تقل تدريجيا البلازما النوويه إلى أن تختصر تدريجيا ، وبالتالى تبدو النواه محتويه على ماده متجانسه داكنه داز ، ريس (Dass and Ris, عام ١٩٥٨) . ترتيب الكروموسومات فى أصفف يتم كذلك فى حشرات عديدة أخرى ، ولكن فى الصرصور من جنس *Periplaneta* تتكتل الألياف الكروموسوميه فى شكل حبيبى ويقترح كاى ، ماك ماستر كاى

(Kaye & McMaster عام ١٩٦٦) أن النواة فى الحشرات من جنس *Acheta* فى ذلك الوقت لا تحتوى على كروماتين فقط ولكن بها ايضا الياف دقيقة بها البروتين الغير هستونى .



شكل (٨ ــ ٤) : تطور الاكروسوم فى حشرة من جنس *Acheta* جسيمات أصبعية ؛ (ب) الخلايا المولدة للاكروسوم بحبيبة أكروسومية أولية ؛ (جـ) حبيبة اكروسومية أولية منجذبة للنواة ؛ (د) اكروسوم حيوان منوى ناضج (لم تراع النسب فى الحجم بين الرسوم المختلفة) .

الأجسام السبحية Mitochondria : تلتحم الأجسام السبحيه فى طلائع المنى فى جسم واحد مشترك يعرف باسم نيبنكرن nebenkern الذى يتركب من غشاء محدد خارجى ومحتوى وسطى به عناصر الأجسام السبحيه . ينقسم النيبنكرن إلى جزئين يرتبطان بالخيط المحورى النامى وتستطيل هذه الأجزاء جدا لتكون زوج من الأشرطه . ر جنس *Buenea* (رتبه نصفيه الأجنحة غير المتجانسه) يستبدل الغشاء المحدد الخارجى بعدة صفائح متبلورة كوليتر ، ديشتر ,Collins and Richter) عام ١٩٦١) .

الجسم المركزى والخيط المحورى Centriole and axial filament : ينشأ الخيط المحورى من الجسم المركزى ، وقد درس هذا بشيء من التفصيل فى جنس Sciara فيليب Phillipe) عام ١٩٦٦) ولو أنه يوجد بالحيوانات المنويه لهذه الحشرات اعداد كبيره من الأنيبيات فى الجسم المركزى والخيط المحورى إلا أن مراحل تكوينها لا تختلف عنها فى الحشرات الأخرى . والجسم المركزى فى أمهات المنى لحشرات جنس ***Sciara*** يتركب من ٥٠ إلى ٩٠ أنيبيه قصيره تظهر فى صوره فرديه وتترتب فى شكل بيضاوى به مواد ليفيه على كلا الجانبين وبشريط داكن بالداخل . عقب الإنتهاء من الإنقسام الثانى الإختزالى يظهر جسم مركزى واحد قمعى الشكل فى الطرف الذى سيكون رأس الحيوان المنوى فيما بعد وفى الغالب تكون الأنيبيات فى صوره مزدوجه . فيما بعد تمتد الأنيبيات الدقيقه من الجسم المركزى .

عند إستطالة الطلائع المنويه يهاجر الجسم المركزى فى إتجاه الذيل متخذاً فى النهاية وضعا يقابل النهاية الطرفيه للنواة ، أما الأنيبيات الدقيقة فإنها تستمر فى الإستطاله وتترتب موازية للمحور الطولى بالحيوان المنوى الناشىء وتظل ممتدة بالذيل ، وبالتالى يتكون بدايه مركب الخيط المحورى . ويحاط المركب كله بغشاء مزدوج ويتم ظهور الوضع النهائى بإضافة أزرع جانبيه للأنيبيات مع زيادة عددها بالمحيط الخارجى .

٨ ــ ٢ انتقال الحيوانات المنوية إلى الحويصلة المنوية

Transfer of sperm to the seminal vesicle

فى بعض الحشرات التابعه لرتبه نصفيه الأجنحة غير المتجانسه وتلك التى تتبع جنس ***Chortaphaga*** (رتبه مستقيمة الأجنحة) وفى كثير من الحشرات الأخرى ، تتجول الحيوانات المنويه بداخل الحويصلات الخصوية قبل أن تغادر الخصية ، فتهاجر فى إتجاه حلزونى إلى منطقة الخلايا المنويه الثانوية ثم تعود مره أخرى وتنتقل إلى الوعاء الناقل . وقد لوحظ فى ***Chortaphaga*** أنه تحدث الحركة قبل إطلاق الشرائط المنويه من الحويصلة الخلويه ، أما فى جنس ***Leptocoris*** (رتبة نصفية الأجنحة غير المتجانسة) فتظل الحيوانات المنوية محصورة بداخل الحويصلة الخلوية وفى هذه الحاله تبدأ الحركة أثناء تميز طلائع المنى ، وقد ترجع الحركه إلى استطاله الحويصله الخلويه التى تصاحب عمليه التحول إلى حيوانات منويه (باين Payne عام ١٩٣٤) .

ويختلف مصير الحويصله الخلويه ، فمثلا فى جنس ***Prinoplus*** تتحلل الحويصلة الخلوية بداخل الخصية (إدواردز Edwards) عام ١٩٦١ . ولكن فى جنس ***Popillia*** لوحظ تسرب الحيوانات المنوية من الحويصلة الخلوية اثناء خروجها من الخصية ولو أن هذه الحويصلة تظل مرافقة للحيوانات المنوية فى السائل المنوى ، وتنتقل إلى الجراب التناسلى للأنثى حيث تتحلل به نهائيا . ويعتقد أنه أثناء ذلك ينطلق منها الجيلكوجين الذى يستفاد منه فى الإبقاء على حيويه الحيوانات المنويه ، (ج . أندرسون J. Anderson) عام ١٩٥٠ .

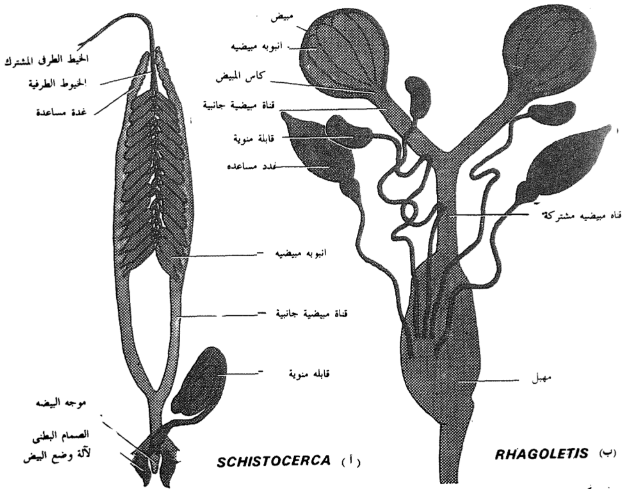
تكون الحيوانات المنوية عديمة النشاط أثناء وجودها بالوعاء الناقل وتنتقل منه نتيجة حدوث إنقباضات عضلية دوديه بجدار الوعاء الناقل (باين Payne عام ١٩٣٤) وتظل هذه الحيوانات عديمة الحركة فى الحويصلات المنوية ، وقد يحتشد بها أعداد كبيرة ، وقد لوحظ فى نحل العسل من جنس ***Apis*** أن رأس الحيوان المنوى تنغمد فى الجدار الغدى للحويصلة .

THE FEMALE الأنثى

٨ – ٣ تشريح اعضاء التناسل الداخليه فى الأنثى

Anatomy of female internal reproductive organs

يتركب الجهاز التناسلى فى الأنثى من زوج من المبياض Ovaris تصل كل منها بقناه مبيضيه جانبيه lateral Oviduct . وهاتان القناتان تتحدان لتكونا قناة مبيضية مشتركة وسطية Common Oviduct التى تفتح فى غرفة تناسليه genital chamber . فى بعض الحالات قد تستدق الغرفة التناسليه لتكون أنبوبه تعرف بالمهبل Vagina والتى قد تتحور لتكون جراب تناسلى bursa copulatrix معده لإستقبال القضيب . كذلك قد تفتح قابلة منوية spermatheca فى الغرفة التناسليه أو المهبل ، ووظيفتها حفظ وتخزين الحيوانات المنوية . كذلك قد يوجد زوج من الغدد التناسلية المساعدة .



شكل (٨ — ٥) : الجهاز التناسلى الأنثوى : (أ) فى الجراد من جنس *Schistocerca* (ب) جنس *Rhagoletis* (رتبة ثنائية الأجنحة) (عن أندرسون Anderson عام ١٩٦٦ . سنودجراس Snadgrass عام ١٩٣٥) .

المبيض Ovary : يقع المبيضان فى البطن أعلى وإلى خارج القناة الهضميه . يتركب كل مبيض من عدد من الأنابيب المبيضيه . المشابهة للأنابيب الخصويه فى الذكر . يتم نمو البويضات بالأنابيب المبيضيه .

عدد الأنابيب المبيضيه ثابت تقريبا فى النوع الواحد ولو أنه فى الجراد يتأثر بدرجه تزاحم أو التعداد الحشرى للأبوين ؛ فوجد أنه فى الجراد الصحرواى المربى من ابوين تحت ظروف مزدحمة يصل متوسط عدد الأنابيب المبيضيه إلى ٩٦ انبوبه فى المبيض . فى حين إذا ربيت الحشره لمده ثلاث اجيال متتاليه تحت ظروف منعزلة ، فيصل عدد الأنابيب المبيضيه إلى ١١٦ انبوبه فى المبيض (أوفاروف Uvarov عام ١٩٦٦ ، اندرسون Anderson عام ١٩٦٦) كذلك توجد أدله تثبت بإن التوزيع الجغرافى للنطاط الأفريقى يؤثر على عدد الأنابيب المبيضيه فى الأنثى (فيبس ,Phipps عام ١٩٦٢) . كذلك قد يختلف عدد الأنابيب فى الحشرات التابعه Acridoidea حيث يزداد العدد فى بعض الفصائل عن غيرها . فمثلا إناث فصيله Pyrgomorphidae يزيد عدد الأنابيب المبيضيه عنه فى حالة حشرات فصيله Gomphocerinea التى تماثلها فى الحجم .

عموما فأجناس الحشرات التى تمتاز بالحجم الكبير يكون بها عادة عدد اكبر من الأنابيب المبيضيه عن أجناس الحشرات الأقل حجما ؛ فمثلا فى النطاط البريطانى مجموع الأنابيب المبيضيه به ثمانية فقط فى حين أن الجراد الأكبر حجما يوجد به حوالى ١٠٠ انبوبة .

يحدث اختلافات مشابهة فى رتب الحشرات الأخرى . ففى *Calliphora* (رتبة ثنائية الأجنحة) يوجد بها حوالى ١٠٠ أنبوبه مبيضية ، وفى *Drosophila* من ١٠ - ٣٠ انبوبه . أما الحشرات التى تلد أحياء من رتبه ثنائيه الأجنحة مثال *Melophogus, Hippobosca* ففيها انبوبتين فقط ، فى حين ان جنس *Glossina* فيوجد به انبوبه واحده وبعض انواع المن التى تلد أحياء يحدث بها اختزال كبير فى عدد الانابيب المبيضيه قد يختزل إلى مبيض واحد ذو انبوبه واحده فقط . من جهه اخرى فملكات النمل الأبيض من جنس *Eutermes* يصل عدد الأنابيب المبيضيه بها إلى أكثر من ٢٠٠٠ أنبوبة/ مبيض . أما معظم حشرات رتبة حرشفية الأجنحة فيوجد بها أربعة أنابيب فى كل مبيض .

ولا يتركب المبيض فى *Collembola* من أنابيب مبيضة ولكن يبدو على هيئة كيس ، ويحمل فى وضع جانبى المنطقة الجرثوميه التى تقوم بإنتاج البيض ، ولا يقارن المبيض فى هذا الجنس بالمبيض فى حشرات آخرى .

وبخلاف الحشرات التابعه لرتبة ثنائيه الأجنحة لا يوجد غشاء يغلف المبيض كليا ولكن تغلف كل انبوبه مبيضيه بغشاء ضام بشكل منفرد ، وغالبا يتركب هذا الغشاء المغلف من طبقتين : الخارجيه تعرف بغلاف الأنبوبة المبيضيه ovariole sheath والداخليه تعرف بغشاء الغلاله الخاصه (Tunica propria) (شكل - ١٨) . والغلاف الخارجى للانبوبة المبيضيه يتركب من شبكة خلوية من نسيج دهنى متحور . وخلايا هذا النسيج غنية بالليبيدات والجليكوجين ونشطه من حيث التمثيل الخلوى . ولكن لا يوجد أى دليل يثبت أن لهذا الغشاء علاقه بنمو البويضات ، كذلك تشترك القصبات الهوائية فى تكوين الغلاف الخارجى ولكن لا تخترقه وينتشر منها الأكسيجين اللازم للتنفس بخاصيه الإنتشار . وفى الصرصور الامريكى *Periplaneta* توجد قطع فطريه (ميسيتوم) بالغلاف الخارجى ولا يحتوى الغلاف الخارجى فى هذا الجنس على ألياف عضليه كالتى توجد فى غلاف الأنابيب المبيضة فى

جنس *Bombyx* (رتبه حرشفيه الأجنحة) و *Drosophila* (كنج ، أجاروول King & Aggarwall عام ١٩٦٥) .

ويتركب الغلاف الداخلى أو غشاء الغلاله الخاصه من نسيج مرن به ألياف رفيعة ، ويحيط هذا الغشاء بالأنبوبة المبيضية والخيط الطرفى . وفى المراحل الأولى للنمو يكون الغلاف الداخلى سميك ولكن بنمو البويضات وزيادتها فى الحجم ، خاصه فى فترة إفراز المح يمط الغلاف ويقل بالتالى جدا فى السمك . وينشأ الغلاف الداخلى غالبا من إفرازات الخيط الطرفى والخلايا الحويصليه . ويقوم غشاء الغلالة الخاصة بوظيفة تدعيم ، وكذلك نظرا لمرونته يلعب دورا هاما عند حدوث التبويض (بونهاج ، أرنولد Bonhag & Arnold عام ١٩٦١) . قد توجد خلايا شبه أميبيه amoeboid Cells فى المسافة بين الغشاء الخارجى والداخلى للأنبوبة المبيضة وهذه الخلايا قد يكون لها علاقه بتجديد الغلاف الداخلى فى حالة تمزقه (كوخ ، كنج Koch & King, عام ١٩٦٦) .

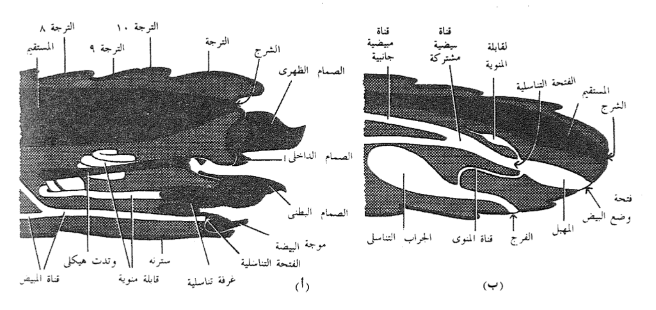
وتمد الأنبوبة المبيضيه من الطرف البعيد إلى خيط طرفى Terminal filament طويل وهو عباره عن مدمج خلوى مرتبط بغشاء الغلالة الخاصة . عاده تشترك الخيوط الطرفيه الفرديه من كل مبيض فى تكوين خيط معلق أو احيانا يتحد الخيطان الطرفيان من المبيضان فى خيط وسطى مشترك الذى يتصل بالجدار الداخلى للجسم أو بالحجاب الحاجز الظهرى وبالتالى يعلق المبيض بالفراغ الداخلى للجسم .

يستدق الطرف القاعدى للأنبوبة المبيضة على هيئة أنبوبه صغيرة تعرف بالشمراخ Pedicle التى تتصل بقناة المبيض . وفى الأطوار الحشرية الغير كامله يكون التجويف الداخلى للأنابيب المبيضيه منفصلا تماما عن الشمراخ وذلك بواسطه سدادة من نسيج طلائى (شكل ٨ - ٨ ب) وهذا النسيج يتمزق عند حدوث التبويض الأول ويحل محله نسيج حويصلى .

ويتم إتصال الأنابيب المبيضيه بقناه المبيض فى صورة اتصال خطى متتالى ، وبالتالى فى حالة وجود عدد قليل منها كما فى مجموعة الحشرات عديمه الأجنحة ورتبة ذباب مايو قد تبدو الأنابيب مقسمة . وهذا الترتيب ليس له مغزى معين ولا يظهر فى الحشرات التى بها عدد كبير من الأنابيب المبيضية (شكل ٨ - ١٥) فى مجاميع آخرى كما فى حشرات رتبى حرشفيه وثنائيه الاجنحة تفتح الأنابيب المبيضة معا فى مكان متسع بقناه المبيض يعرف بالكأس calcyx (شكل ٨ - ٥ ب) .

القنوات المبيضية *Oviducts* : تظهر القنوات المبيضيه بصورة أنابيب وبها جدار مكون من صف واحد من خلايا طلائيه عماديه أو مكعبه الشكل . تركز هذه الخلايا على غشاء قاعدى ويغلفها من الخارج طبقة عضليه . ويوجد فى الحشرات التابعه لفوق فصيلة Acridoidea بعض الخلايا الغديه بجدار القنوات المبيضية . فى أغلب الحالات تتحد القناتان المبيضتان فى قناه واحدة مشتركة تنشأ من الطبقة الجنينية الخارجية وبالتالى تبطن بالجليد . يشذ عن ذلك حشرات رتبه ذباب مايو حيث تفتح كل قناة مبيضية جانبية فى فتحة تناسلية منفصلة . ويتركب النسيج العضلى بالقناة المبيضية المشتركة من طبقتين ؛ طبقه عضلات دائرية وأخرى طولية ، وتفتح القناة المشتركة بالفتحة التناسلية بالسطح البطنى للحشرة . وفى رتبة جلدية الأجنحة تفتح فى الطرف الخلفى للاسترنه السابعه أما فى مجاميع الحشرات الأخرى فتفتح فى غرفة تناسليه التى تكون عبارة عن إنغماد داخلى لإسترنة العقله الثامنة (شكل ٨ - ٦ ا) . أحيانا تكون الغرفة التناسليه انبوبيه الشكل وتعتبر كامتداد لقناة المبيض بالعقلة التاسعه . ويعرف هذا

الإمتداد بالمهبل vagina وتسمى فتحته بالفرج vulva . وقد لا يميز عن قناه المبيض ولكن طرفه الامامى ، أى مكان الفتحه التناسليه الاصليه ، قد تتميز بموضع اتصال القابله المنويه spermatheca (سنودجراس Snodgrass عام ١٩٣٥) . وفى بعض الحالات قد ينتفخ المهبل كتركيب جيبى يعرف بالجراب التناسلى bursa copulatrix الذى يستقبل القضيب . أما فى الحشرات التى تلد أحياء من رتبه ثنائية الأجنحة فيتضخم الطرف البعيد من الغرفه التناسليه ليكون ما يعرف بالرحم uterus الذى فيه يتم نمو اليرقات



شكل (٨ – ٦) : شكل توضيحى لقطاع طولى فى طرف نهاية البطن فى : (ا) *Locusta* و (ب) فى حشرة تحت رتبه دياتريزيا من رتبة حرشفية الأجنحة (عن يوفاروف سنة ١٩٦٦ Uvarow وايمز سنة ١٩٥٧ Imms) .

ويوجد لمعظم إناث رتبه حرشفية الأجنحة فتحتان تناسليتان : الأولى توجد على إسترنة العقلة التاسعة وتعتبر فتحه خروج البيض ولذلك تسمى فتحه البيض oviporus ، أما الفتحه الثانية فتوجد على إسترنة العقلة الثامنه وتعتبر فتحه التلقيح أو vulva وتؤدى الفتحه الثانيه إلى الجراب التناسلى الذى يتصل بقناه المبيض عن طريق قناه المنى sperm duct (شكل ٨ – ٦ ب) كذلك يوجد فى الخنافس المائيه من أجناس *Ilybius*، *Agabus* و*Hydroporus* فتحتين تناسليتين ولكن توجد الفتحتين فى وضع طرفى مع فتحه الجراب التناسلى مباشرة أمام فتحه المهبل (جاكسون Jackson, عام ١٩٦٠) .

القابله المنويه Spermatheca : تستخدم القابلة المنويه فى تخزين الحيوانات المنويه إلا أن يتم نضج البيض وهى توجد فى معظم الحشرات وقد توجد قابلتان منويتان فى بعض الحشرات كما فى جنسى *Blaps* (رتبه غمديه الأجنحة) و *Phlebotomus* (رتبه ثنائيه الأجنحة) أو قد يوجد ثلاثه منها كما فى معظم الحشرات الراقيه من رتبه ثنائية الأجنحة (شكل ٨ – ٥ ب) . وفى رتبه مستقيمة الأجنحة تفتح القابلة المنوية فى الغرفة التناسلية مستقله عن قناه المبيض (شكل ٨ – ٦ أ) ولكن فى حاله تحول الغرف التناسليه إلى مهبل تفتح القابله المنويه داخليا فى قناه المبيض (شكل ٨ – ٦ ب) .

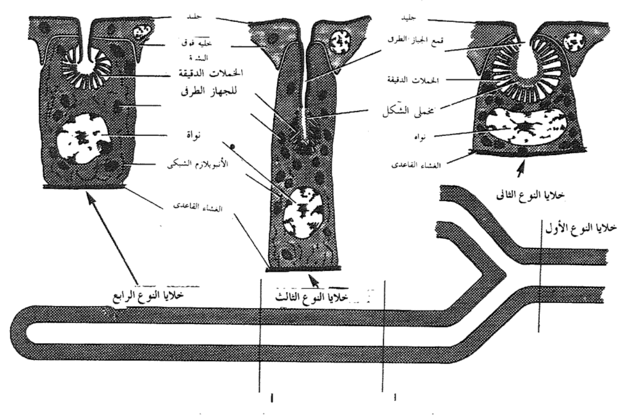
وتنشأ القابله المنويه من الطبقة الجنينيه الخارجيه وتبطن بالجليد وتتركب اساسا من مخزن على هيئة كيس يؤدى إلى أنبوبة عضليه ، وغالبا ما يرتبط بالقابلة المنوية غدة أو يصبح النسيج الطلائى بها غدى حيث يوفر إفرازات مغذيه للحيوانات المنويه المخزنه بها .

غدد مساعدة تناسلية Accessory glands : تنشأ الغدد المساعدة التناسليه من الغرفه التناسليه أو من المهبل ، ولكن فى الحشرات التابعه Acrididae تكون هذه الغدد عبارة عن امتداد للطرف البعيد لكل من القناتين المبيضيتين الجانبيتين (شكل ٨ - ١٥) .

فى حالة غياب الغدد المساعدة قد تكون خلايا جدر القنوات المبيضيه غدية كما فى فصيلة **Pyrgomorphidae** (د . س . أندرسون ,D. S. Anderson عام ١٩٦٥) واثناء وضع البيض قد تفرز هذه الغدد ماده تقوم بلصق البيض على اسطح البيئة ولذلك قد تعرف بالغدد الضمغيه **Colleterial glands** ولكن هناك حالات تخصص فيها الغدد بإفرازات خاصه - فمثلا تضع أناث صراصير جنس *Periplaneta* البيض داخل كيس بيض **ootheca** يتركب من ماده مدبوغة شبيهة بالجليد تقوم بافرازها الغدد المساعده التناسليه فى هذا الجنس تفتح الغددتين فى الغرفه التناسليه وتتركب كل منها من مجموعه أنابيب متفرعه مبطنه بالجليد . وتختلف أنواع هذه الخلايا الغديه فى مناطق الغدد المساعده فمثلا فى الغده اليسرى ، والتى تكون اكبر حجما من الغده اليمنى ، ينتشر ثلاث انواع من الخلايا الغديه ولكن تشترك جميعا فى أنها تفتح بواسطه الجهاز الطرفى **end apparatus** الذى يمثل السطح الإفرازى للخليه . ويتركب هذا الجهاز من انغماد داخلى للحافة الحرة للخلايا ويبرز منها خملات دقيقه **microvilli** (شكل ٨ - ٧) . فى خلايا الجزء الطرفى البعيد (النوع الرابع تبع وصف برونت ,**Brunet** عام ١٩٥٢) تكون أطراف الخملات الدقيقة حره ولكن خلايا الجزء القريب (أى النوع الثانى والثالث) تنتهى بحويصلات كثيفه وتشغل خلايا النوع الرابع معظم حجم الغده وغالبا تشترك مع خلايا النوع الثانى فى انتاج البروتين الذى يدخل فى تركيب كيس البيض بالإضافة إلى ذلك تنتج هذه الغده بيتا الجلوكوسيد لحمض **protocatechuric acid** وانزيم الأكسيديز ، والآخر غالبا تفرزه خلايا النوع الثانى . بعد فترة قد تصبح خلايا النوع الرابع عديمة النشاط ويحل محلها النوع الثالث . أما بالغدة المساعده التناسليه بالجهه اليمنى فيوجد نوعان من الخلايا الإفرازية وكلاهما يظهران كخلايا عماديه وبهما الجهاز الطرفى . وتفرز انزيم بيتا جلوكوسيديز الذى يحرر حمض **Protocatechuric acid** من بيتا جلوكوسيد وذلك عندما يختلط افراز الغددين اليمنى واليسرى بالغرفه التناسليه . وبواسطه الانزيمات المؤكسده يتأكسد حمض **Protcatechuric acid** إلى كينين الذى يدبع البروتين إلى ماه شبيه بالجليد (برونت ، **Brunet** عام ١٩٥٢ ، ميرسر وبرونت **Mercer & Brunet** عام ١٩٥٩) .

وتفرز الغدد التناسليه المساعده الإفراز الرغوى الذى يغطى كتلة بيض الجراد والنطاط والماده الجيلاتينيه التى تغلف بيض جنس *Chironmus* (رتبه ثنائية الأجنحة) وفى جنس *Hydrophilus* (رتبة غمدية الأجنحة) تفرز الغدد المساعده الخيوط الحريريه المكونة للشرنقه التى تضع الأنثى البيض بداخلها . وفى هذه الحاله بمساعده الأرجل الأماميه تشكل الشرنقه على هيئة بطن الحشره ، وأثناء وضع البيض بداخلها تسحب البطن . وفى النهاية يختم على الشرنقه وتطفو على سطح الماء وتزود « بشراع » من إفرازات حريريه طوله حوالى ١,٥ سم والذى يؤدى وظيفة تنفسية .

وتؤدى الغدد المساعده التناسليه وظائف عديدة فى إناث رتبه غشائيه الأجنحة . فمثلا تفرز المادة السامة التى تؤدى إلى شلل الفريسه فى الحشرات التابعه لفصيلة Pompildae وغيرها من الحشرات ، وكذلك تفرز المادة السامة التى تستخدم فى أغراض دفاعيه كما فى النحل من جنس ***Apis*** وكذلك النمل . توجد غدد آخرى تقوم بتليين آله وضع البيض وفى كثير من أنواع النمل تفرز الفرمون الذى يستخدم فى تعقب الأثر ، وهذا الفرمون يخرج من الجسم من خلال آله اللسع .



شكل (٨ ــ ٧) : شكل توضيحى للغدة الصمغية اليسرى فى الصرصور فى جنس *Periplaneta* مبيناً أنواع الخلايا المفرزه ومكانها (عن برونث سنه ١٩٥٢ Brunet وميرسر برونث سنه ١٩٥٩ Mercer and Brunet) .

٨ - ٤ مراحل تكوين البويضات

Oogenesis

بكل أنبوبة مبيضية جزء طرفى يعرف بالمنطقة الجرثوميه germarium وبها يتم تكوين البويضات من أمهات البيض oogonia وجزء قاعدى يعرف بالمنطقة المحيه vitellarium وبها تنمو البويضات ويرسب بها المح . تمثل المنطقة المحيه فى الحشرات اليافعه الجزء الأكبر من الانبوبة المبيضة .

وتحتوى المنطقة الجرثوميه على طلائع الخلايا الحويصليه prefollicular cells و أمهات البيض ومشتقاتها . تنشأ أمهات البيض مباشرة من الخلايا الجرثوميه الأصليه ، وفى ذباب الدروسفيلا يوجد من ١ - ٢ من هذه الخلايا

فقط . وعند انقسام إحدى الخلايا البنويه daughter cells تقوم بوظيفه الخليه المغذيه أما الأخرى فتتحول إلى امهات بيض وتنمو إلى بويضة . تنتقل البويضات إلى الخلف بالانبوبه المبيضيه وتزداد فى الحجم ، وأثناء تركها المنطقة الجرثوميه تغلف بنسيج من طلائع الخلايا الحويصلية الذى سيكون الخلايا الحويصليه . فى البداية يتركب هذا النسيج من ٢ - ٣ طبقات ولكن يتحول إلى صف واحد من الخلايا . ويستمر نمو البويضات ، وتجارى الخلايا الحويصليه زياده حجم البويضات بالانقسام الخلوى بحيث يتحول النسيج الحويصلى إلى صف واحد من الخلايا المكعبه او العماديه الشكل . فمثلا فى ذباب الدورسوفيلا يزداد عدد الخلايا الحويصليه التى تحيط بكل بويضه من ٨٠ إلى ١٢٠٠ خليه .

وتعتبر مرحله ترسيب المح مرحله النمو السريعه للبويضات ، ولكن خلال تلك المرحلة لا تنقسم الخلايا الحويصليه وبالتالى تمتد حول البويضة وتتخذ شكل نسيج طلائى بلاطى . ومع ذلك قد يستمر انقسام النواه بدون انقسام خلوى وبالتالى قد تظهر خلايا حويصلية ثنائية الأنوية أو عديده الصبغيات وقد يفيد هذا فى الاحتفاظ بنسبه متناسبة من الماده الوراثية التى تُنشِّط التخليق بسيتوبلازم هذه الخلايا الكبيرة نسبيا .

بنمو البويضات تزداد النواه معها فى الحجم ويرجع ذلك أساسا إلى انتاج المزيد من الجبله النوويه ، وتنتشر بها الخيوط الكروموسوميه وتفقد خاصيتها للصبغ القاعدى . تسمى النواة حينئذ بالحويصله الجرثوميه germinal vesicle واثناء مرحلة نمو البويضات تزداد النواة فى الحجم تبعا لذلك ولكن اثناء فترة ترسيب المح تزداد البويضة بسرعه فى الحجم وبالمقارنه الحوصله الجرثوميه بها تصبح صغيرة نسبيا (سيشاتشر ، باجا Seshacher & Bagga) عام ١٩٦٣) . وتحتوى الانبوبه المبيضيه النموذجية على سلسلة خيطيه من البويضات فى مراحل نمو متتاليه ، اكثرها نمو توجد بقاعدة الأنبوبة وأبعد مكانا من المنطقة الجرثومية (شكل ٨ - ٧) . تعرف البويضة والنسيج الحويصلى المحيط بها بالحوصله البيضية egg follicle ويفصل بين الحويصلات المتتاليه نسيج بين حويصلى inter follicular tissue الذى ينشأ من طلائع الخلايا الحويصليه . يختلف عدد الحويصلات البيضية فى أنبوبة مبيضيه ناضجة باختلاف انواع الحشرات ولكنه يكون ثابتا تقريبا فى النوع الواحد . فمثلا فى الجراد الصحراوى يوجد حوالى ٢٠ حوصلة بيضيه وهذا العدد يبقى تقريبا ثابتا حتى بعد وضع الأنثى لبيض مما يدل على أن بويضات جديدة يتم تكوينها للتناسب مع التبويض (د . س . أندرسون D. S Anderson عام ١٩٦٦) . وفى جنس ***Oncopeltus*** يوجد حوالى ثمانيه حوصلات بيضيه بكل انبوبه مبيضيه و ٦ حوصلات فى ذباب دروسفيلا ، فى حين توجد واحدة فقط فى انثى جنس *Melophagus* فى كل انبوبه مبيضية .

فى معظم الحشرات لا يكتمل الانقسام الإختزالى فى المبيض ولكن البويضات تترك الأنبوبه المبيضية وهى فى المرحله الاستوائيه metaphase من إنقسام النضج الأول . وهذا لاينطبق على الحشرات التى تلد احياء مثال جنس *Heminerus* (رتبة جلديه الأجنحة) أو فى بق الفراش (رتبه نصفيه الأجنحة) وأجناس الحشرات الأخرى التى يحدث بها إحضاب البيض داخل المبيض ، ففى مثل هذه الحالات ينتهى نضج البيض وهو بداخل المبيض .

٨ - ٤ - ١ أنواع الأنابيب المبيضيه

تقسم الأنابيب المبيضية عادة إلى : أنابيب مبيضية عديمة الخلايا المغذية panoistic ovariole حيث لا يوجد بها

خلايا مغذيه متخصصة ، أو إلى أنابيب مبيضية ذات خلايا مغذية meroistic ovariole الذى تمتاز بوجود خلايا مغذيه متخصصه والآخيرة تنقسم إلى : أنابيب مبيضية ذات خلايا مغذية طرفية teletrophic ovariole حيث توجد الخلايا المغذيه طرفية فى المنطقة الجرثوميه ، وإلى نوع عديد الخلايا المغذيه polytrophic ovariole حيث يصاحب كل بويضة عدد من الخلايا المغذية وتغلف معها بالنسيج الحويصلى .

أنابيب مبيضية عديمة الخلايا المغذية : فى هذا النوع من الانابيب لا يوجد خلايا مغذية . وهو مميز لحشرات الرتب الأوليه مثال ، رتب ذات الذنب الشعرى ، الرعاشات ، مستقيمه الأجنحه ، ورتبة Plecoptera ، مشابهه الأجنحة . وتعتبر حشرات رتبه البراغيث Siphanoptera الوحيده من مجموعه الحشرات ذات التحول التام التى يوجد بها هذا النوع من الأنابيب .

وقد يوجد طلائع النسيج الحويصلى على هيئة خلال منفصله شكل (٨ – ٨ ا) وكما فى السمك الفضى (رتبه الذنب الشعرى) يتركب من مدمج خلوى .

أنابيب مبيضية ذات خلايا مغذية طرفية : يمتاز هذا النوع من الأنابيب بوجود نسيج مغذى بالمنطقة الجرثوميه مع أمهات البيض والبويضات الأوليه . يتميز هذا النوع فى رتب الحشرات نصفيه الأجنحة وفى كثير من حشرات رتبه غمديه الأجنحة من تحت رتبه بوليفاجا Polyphaga .

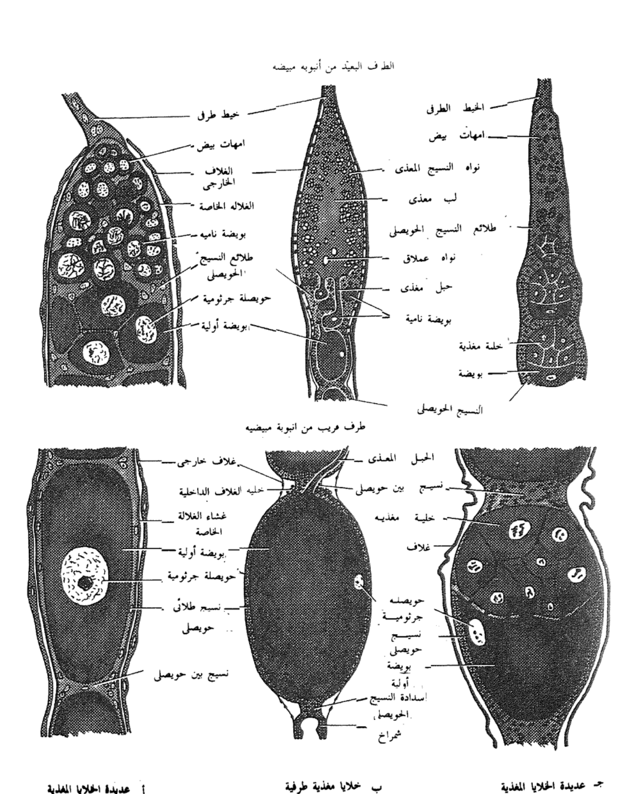
وتنشأ الخلايا المغذيه مع البويضات من خلايا امهات البيض ، وفى بعض الأجناس يستمر انتاج الخلايا المغذيه والبويضات طول حياه الحشرة اليافعة ، ولكن فى جنس *Oncopeltus* يكتمل انقسامات أمهات البيض فى الطور اليرقى وبالتالى عند خروج الطور اليافع توجد بالمنطقة الجرثوميه بويضات ونسيج مغذى فقط (شكل ٨ – ٨ ب) كذلك فى هذا الجنس يمكن تقسيم النسيج المغذى إلى ثلاث مناطق :

١ – منطقة بها خلايا واضحة مميزة وتنقسم انقسام غير مباشر قبل أن تنتقل للمنطقة التاليه .

٢ – منطقة تظهر بها الخلايا بدون جدر خلوية واضحة والأنوية تبدو أكبر من تلك الموجودة بالمنطقه السابقه وتتجمع فى مجاميع .

٣ – منطقه تزداد أنويه الخلايا بها فى الحجم ويرجع ذلك إلى إلتحام العديد منها ، وتشغل الأنوية مكانا جداريا وبالتالى فالستيوبلازم الممثل للب المغذى يشغل مكانا مركزيا فى الأنوية المبيضية . تهاجر بعض الأنويه من المحيط الخارجى إلى اللب وأثناء ذلك قد تلتحم بعضها ببعض مكونه انويه عملاقه ولكن سرعان ما تنحل محرره محتوياتها بالسيتوبلازم .

وفى جنس *Gerris* (رتبه نصفيه الأجنحة الغير متجانسه) تتحلل بعض الخلايا المغذيه إلى لب مغذى والبعض الآخر يحتفظ بهيئته . وهذه الخلايا توفر الماده التى تنبثق من الأنوية إلى اللب على طول خيوط سيتوبلازميه (إيشنبورج ، دانلوب Eschenburg & Dunlop, عام ١٩٦٦) . وفى جنس *Tenebrio* يستمر النسيج المغذى على شكل خلايا محدده وبهذا الجنس لا يتكون لب مغذى .



شكل (٨ـ٨): شكل توضيحى موضحا تركيب المنطقة الطرفية لأنبوبة مبيناً المنطقة الجرثومية (الرسم الذرى) والمنطقة القرية لأنبوبة مبيضيه بها بويضات ناميه (الرسم السفلى) فى أنبوبه مبيضية من النوع (أ) عديمة الخلايا المغذية (ب) ذات خلايا مغذية طرفية و (جـ) عديدة الخلايا المغذية (عن بنهاج Bonhag سنة ١٩٥٨ وديفى Davey سنة ١٩٦٥ أ)

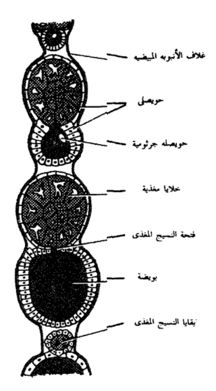
وتوجد البويضات وطلائع النسيج الحويصلى خلف النسيج المغذى وكما فى أنواع الأنابيب المبيضيه الأخرى تغلف البويضات بالخلايا الحويصليه أثناء مغادرتها المنطقة الجرثوميه ولكن تظل كل بويضة متصلة بالمنطقة الجرثوميه بواسطة حبل مغذى nutritive cord الذى يمتد إلى النسيج المغذى ، ويستطيل هذا الحبل المغذى بانتقال البويضة إلى أسفل بالانبوبه المبيضية ، واخيرا عند ترسيب المح بالبويضة يتحلل الحبل المغذى ويكتمل النسيج الحويصلى حول البويضة . فى رتبة غمديه الأجنحة يظهر الحبل المغذى كامتداد رفيع ، حيث ينشأ بشكل فردى من كل خليه مغذيه وبالمقارنه فالحبل المغذى يكون اسمك قطرا فى رتبه الحشرات نصفيه الأجنحة الغير متجانسه . وفى حالات أخرى يكون الحبل المغذى غائب كليا .

أنابيب مبيضيه عديده الخلايا المغذية : فى هذا النوع تغلف خلايا المغذيه مع البويضات بالنسيج الحويصلى . (شكل ٨ - ٨حـ) ويوجد هذا النوع فى رتب حشرات جلديه الأجنحة وفى القمل وفى جميع الحشرات ذات التحول التام فيما عدا رتبة Siphonaptera . تشغل أمهات البيض الجزء الطرفى من المنطقة الجرثوميه ويصل عددها إلى حوالى ٥٠ فى دور سفيلا . تنقسم كل خليه من امهات البيض إلى بويضه وخليه مغذيه ولكن هذا الانقسام يكون غير كامل اذ تظل الخليتين متصلتين عن طريق جسر سيتوبلازمى . قد تحدث انقسامات اخرى وهذه ايضا غير كامله الانقسام وبالتالى ينتج مركب من خلايا ذات اتصالات بينيه (شكل ٨ - ٩) . وتكون الجسور السيتوبلازميه غائبه فى بعوض *Aedes* (رتبه ثانئة الأجنحه) ، وغالبا فى هذه الحاله يكون انقسام الخليه كامل (روث ، بورتر ,Roth & Porter عام ١٩٦٤) .

عدد الخلايا المغذيه التى تصاحب كل بويضه مميز لكل جنس ، ولو أنه فى تلك الأجناس التى تمتاز بوجود خلايا مغذيه بأعداد كبيرة قد يحدث تفاوت فى عددها المصاحب لكل بويضه . وعدد الخلايا المغذيه بكل حويصليه بيضيه قد يكون واحده فقط كما فى حشرات رتبة جلديه الأجنحة ، أو سبعه خلايا فى جنس *Aedes* و *melophagus* من رتبه ثنائية الأجنحة ، أو خمسه عشر خليه فى ذباب الدور سفيلا و*Dytiscus* (رتبه غمديه الأجنحة) أو ٤٨ خليه فى اجناس *Bombus, Apis* من رتبه غشائيه الأجنحة أو ١٢٧ فى خنافس *Corobus* (رتبه غمديه الأجنحة) .

واثناء الانتقال من المنطقة الجرثوميه ، تحتل البويضات دائما مركز خلفى للخلايا المغذيه وتحاط معاً بنسيج طلائى مشترك الذى يتخذ شكل خلايا مغلطحه أعلى الخلايا المغذيه وخلايا مكعبه حول البويضات ، وتنغمد من النسيج الحويصلى للداخل محدثه إنفصال بين البويضة والخلايا المغذيه إلا فى منطقة ثقب وسطى (شكل ٨ - ٨ حـ) ، أما حشرات رتب شبكيه وغمديه وغشائيه الأجنحة فالخلايا المغذيه بها توجد فى حوصله منفصله منذ البدايه (شكل ٨ - ١٠)

فى بادئ الأمر ، تكون الخلايا المغذيه اكبر من البويضات ، وتتضخم انويه الخلايا المغذيه بدرجة ملحوظة فمثلا فى جنس دورسوفيلا انويه تزداد الخلايا المغذيه فى الحجم إلى حوالى ٢٠٠٠ مرة وتتضاعف الكرموسومات من ٨ - ٩ مرات وبالتالى ينتج Polytene Chromosomes .



شكل (٨ — ١٠) : رسم توضيحى لجزء من أنبوبة نيبضيه عديدة الخلايا المغذية فى حشرة من جنس Bombus وبها الخلايا المغذية تكون حويصلة مستقلة عن البويضة . (عن هوبكنز وكينج سنة ١٩٦٦ Hopkins and King) .

لا تلتصق الخيوط الكروموسوميه ولكن تكون كتلة متشابكة بالنواة . فى ذباب دورسوفيلا أنويه الخلايا المغذيه المجاورة للبويضة اكبر حجما والكرموسومات بها تضاعف مره اكثر من أنويه الخلايا المغذيه الأبعد مكانا من البويضة . وبالتالى الأولى تفقد DNA والثانية لا تفقده . في مراحل المتقدمه تبدأ الخلايا المغذيه فى الانكماش وتتحلل كليا وأثناء ذلك تفصل عن البويضات بواسطه الخلايا الحويصليه . وقد تم وصف مراحل تكوين البويضات فى *Drosophila* بالتفصيل بواسطه (كومنجز ، كنج Cummings & King عام ١٩٦٩ .

٨ - ٤ - ٢ نمو البويضات

مرحلة نمو البويضات يمكن تقسيمها إلى فترتين : فترة أولى ، وهى فترة بطيئه نسبيا والتى تنمو فيها البويضات والخلايا المغذيه فى حاله وجودها ، بمعدل متساوى تقريبا . فى تلك الفترة تنتقل مواد أساسيه إلى البويضات . وفترة ثانيه وفيها يكون معدل نمو البويضات سريع نتيجة ترسيب المح بها . ولكن ليس معنى ذلك انتهاء عمليات حيويه أخرى ، وتعرف باسم عمليه ترسيب المح Vitellogenesis .

فى الأنابيب المبيضيه ذات خلايا مغذيه ، اثناء مرحله النمو وقبل ترسيب المح ، تمر الاحماض النوويه ,DNA RNA وبروتينات وليبيدات وأحيانا كربوهيدرات من الخلايا المغذيه إلى البويضات ، كذلك لوحظ فى بعض

الحالات مرور أجسام سبحيه وريبوسومات . وتمتاز تلك الفترة ايضا بنشاط للخلايا الحويصليه والخملات الدقيقه على جدارها الداخلى وتندمج مع جدار البويضة . وشوهدت كذلك عمليه حذف لأطراف الخملات Pinocytosis من على غشاء البويضة مما يدل على أن المواد التى به هى غالبا من الخلايا الحويصلة ، وتنقل إلى البويضات (إ . أندرسون E. Anderson, عام ١٩٦٤) . نشاط تخليقى قد يتم ايضا بالبويضات نفسها كذلك شوهد فى العديد من الحشرات طرد لبعض مواد نوويه من الحوصله الجرثوميه إلى سيتوبلازم البويضة .

فى الأنابيب المبيضيه ذات الخلايا المغذيه الطرفيه وجد DNA من أنويه الخلايا المغذيه فى اللب المغذى ولكن لم يسجل إنتقاله إلى الحبل المغذى ، ومع ذلك يعتقد ان هذه الاحماض النوويه تنقل إلى البويضات . ويتم أيضا انتقال DNA من الخلايا المغذيه إلى البويضات فى الأنابيب المبيضيه عديده الخلايا المغذيه وهناك احتمال أن تقوم الخلايا الحويصليه ايضا بذلك .

وتلعب ماده RNA دورا اساسا فى التحكم فى التمثيل البروتينى بالبويضات فى الأنابيب المبيضيه ذات الخلايا المغذيه حيث يتحصل على هذه الماده من الخلايا المغذيه ، إذ تعتبر الوظيفة الرئيسيه للخلايا المغذيه هى توفير مخزون من الريبوسومات اللازمة للتخليق البروتينى بالبويضة اثناء مراحل النمو الجنينى الأولى . وفى معظم الخلايا تعتبر النواه مصدر ريبوسومات الستيوبلازم ، ولكن فى فترة نمو البويضات لا يوجد دليل على تخليق RNA بنواة البويضة حيث تكون الكرموسومات إما فى صورة مبعثرة أو على هيئة جسم غير منظم أو Karysome . أما فى حالة الأنابيب المبيضيه عديمة الخلايا المغذية تأخذ كرموسومات نواة البويضات شكل مصباح شعاعى Lamp brush مما يدل على نشاط فى انتاج RNA كذلك شوهد تبرعم للنوية وانتقال مواد نووية إلى السيتوبلازم ، مما يثبت فى هذه الحاله أن نواه البويضات تعتبر مصدر RNA (تلفر Telfer, عام ١٩٦٥) .

٨ - ٤ - ٣ عملية ترسيب المح

عملية ترسيب وافراز المح تتم فى البويضات بالجزء السفلى من الانبوبة المبيضية مؤديا إلى حدوث زيادة سريعة فى حجمها . فى *Drosophila* تزداد البويضة فى الحجم ١٠٠,٠٠٠ مره اثناء مرحله تطورها التى تستغرق ثلاث أيام منذ تركها المنطقه الجرثوميه . وفى جنس *Nomadocris* (رتبة مستقيمة الأجنحة) تزداد البويضات فى الطول من ٢ مم إلى اكثر من ٦ مم خلال أسبوع واحد تقريبا ، وعادة تتركز عملية ترسيب المح فى البويضة القاعدية وتبقى البويضة التى تعلوها صغيرة نسبيا إلى ان تخرج البويضة القاعدية (الأولى) . اذاً هناك فترات زمنية بين مراحل التبويض المتتالية تتحدد بمعدل ترسيب المح .

وفى بعض الحشرات التى لا تتغذى وهى بالطور اليافع كما فى بعض حشرات رتب حرشفيه الأجنحة و ذباب مايو ورتبه Plecoptera تتم عملية ترسيب المح فى العمر اليرقى الأخير أو فى طور العذراء . أما فى الحشرات الأخرى فيوجد بالطور اليافع فترة ضروريه تنضج البيض قبل إتمام التبويض به ، عاده لا تتجاوز هذه الفترة أيام معدوده إلا عندما تدخل الحشرة اليافعة فى فترة سكون ففى هذه الحاله تطول فترة نضج البيض جدا .

إذاً فى الحشرات يجب التمييز بين وصول الحشره إلى الطور اليافع أو الكامل ومرحلة النضج الجنسى . وبعد النضج الجنسى يتوالى التبويض على فترات منتظمة .

تتركب مادة المح من بروتين وكربوهيدرات وليبيدات فى حين أن الجليكوجين وجد فى مح بيض بعض الحشرات . ويكون المح البروتينى أكثر انتشارا حيث تكون البويضات غنيه جداً به . وللأنواع المختلفة من المح مصادر مختلفة وسنذكر وسيتعامل كل نوع على حدة :

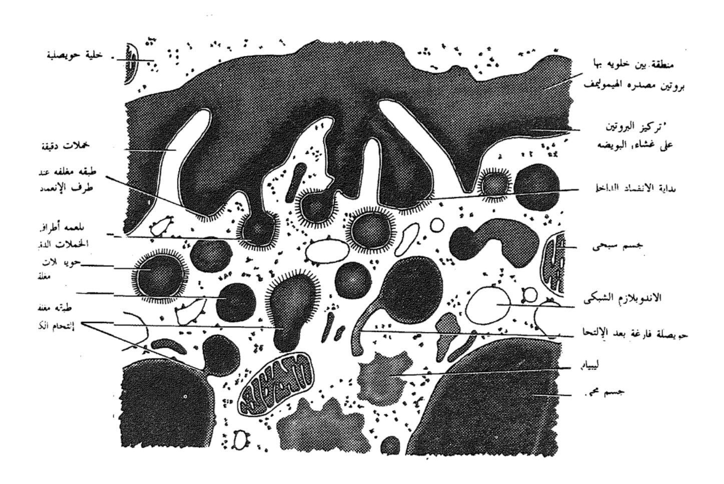
المح البروتينى Protein yolk : يشتق البروتين الذى يدخل فى تركيب المح من بروتينات الدم . وفى جنس *Hyalophora* (حرشفيه الأجنحة) يوجد نوع معين من البروتينات بهيموليمف الأنثى لا يوجد فى الذكر . ويمتص هذا البروتين بواسطه البويضات ، وتنتقل بروتينات أخرى بالدم إلى البويضات ولكن بنسب أقل . وقد يرجع ذلك إلى عمليه امتصاص اختياريه لبروتينات الدم بواسطه غشاء البويضة . وسجل اختلاف انواع البروتينات فى ذكور وإناث الحشرات فى رتبتى حرشفيه ومستقيمة الأجنحة وقد يثبت ذلك نشوء بروتينات خاصة لازمه لتخليق المح بالأنثى ، ومنشأ هذه البروتينات غير معروف بالضبط ولكن غالبا يرجع إلى الجسم الدهنى .

فى مرحلة افراز المح فى أناث أجناس *Calliphora, Aedes, Panorpa, Hyolophora* ينسحب النسيج الحويصلى من تجاه غشاء البويضة مع ظهور فجوات بين الخلايا الحويصليه مسهلا للهيموليمف الوصول على سطح البويضة حيث أن غلاف الغلاله الخاصه يعتبر منفذاً للجزئيات الكبيرة . وتظهر ماده بروتينيه غالبا فى المساحه حول البويضة وتتركز على الغشاء الخلوى المحيط بها oolemma (شكل ٨ – ١١) ويتم بلعمة هذه الماده (Pinocytosis) وتظهر هذه المادة بالغشاء الخلوى بدليل ظهور حافه مخططة على هيئة فرشاه بالسطح الداخلى للغشاء المواجهه للبويضة . فى البعوض من جنس *Aedes* يزداد عدد أجسام المادة المتبلعمة اثناء ترسيب المح ١٥ مرة عن المرحلة السابقه حيث يظهر حوالى ٣٠٠,٠٠٠ منها على المحيط الخارجى للبويضة المواجهه للخلايا الحويصليه (روث ، بورتر ,Roth & Porter) عام ١٩٦٤) . وتنفصل الأجسام المتبلعمة على هيئة حويصلات سرعان ما تلتحم معا ، وفى مرحله تاليه يحدث تبلور لمحتوياتها مكونة وكرات المح . فى جنس *Hyalophora* يلزم حوالى ١٫٠٠٠٫٠٠٠ حوصلة لتكون كرة مح واحده .

وظيفة الخلايا الحويصليه اثناء ترسيب المح غير واضحة بالضبط . وإنفصالها عن سطح البويضه قد يوفر فقط طريقه لدخول البرتينات ، ولكن من جهه أخرى يلاحظ أن خلال فترة ترسيب المح يظهر نشاط تخليقى فى سيتوبلازم الخلايا الحويصليه ، كذلك فى بعض الحشرات ينحل عدد من الخلايا الحويصلية بعد فترة افرازية أثناء ترسيب المح . ومن الممكن أن هذه الخلايا توفر مادة تنتقل إلى المسافه بين الخلوية وتمتص بواسطة البويضات مع بروتينات الدم . ويبدو أن هذا صحيح فى حشرة *Bombus* حيث أن الخملات الدقيقة يزداد عددها وطولها فى المنطقة المقابلة للخلايا الحويصليه (هوبكنز ، كنج Hopkins & King عام ١٩٦٦) .

قد يقوم سيتوبلازم البويضة بتخليق بروتين حيث أنه يكون غنى جدا بحمض RNA . ويقترح على الأقل فى الصراصير من جنس *Periplaneta* أن هذا التخليق ضرورى للحفاظ على انتاج المح (إ . أندرسون .E Andenson, عام ١٩٦٤) .

فى *Anisolabis* ماده عديده التسكر تنشق من الخلايا المغذيه وتشترك فى تكوين المركب المعقد (البروتين – كربوهيدراتى) (بونهاج ,Bonhag) عام ١٩٥٦) .



شكل (٨ ــ ١) : رسم موضح دخول البروتين عن طريق أطراف الخملات الدقيقة وإدماج هذا البروتين فى أجسام المح فى بويضة البعوض من جنس *Aedes* (عن روث وبورتر سنه ١٩٦٤ Roth and Porter)

أثناء ترسيب المح فى رتب غشائية وحرشفية الاجنحة وغيرها من الحشرات ، يظهر بالسيتوبلازم المحيطى حويصلات شديدة الشبه بالنواه ولذلك تسمى بانويه محيه ثانويه . تطرد هذه الحويصلات من النواه ويزداد عددها نتيجة الانقسام . هذه الحويصلات يظهر بها جدار مزدوج ، وفى جنس *Bombus* تظهر بداخلها جسمين ، احداهما يزداد فى الحجم اثناء فترة ترسيب المح . وتحتوى أيضا على RNA ولذلك يعتقد أن لهذه الحويصلات علاقة بالتحكم فى التقاط البروتين فى عمليه Pinocytosis وكذلك قد تتحكم فى انتاج الغشاء المحى الذى يحيط بالبيضة بدليل اختفاء هذه الحويصلات عند الانتهاء من تكوين هذا الغشاء (هوبكنز Hopkins, عام ١٩٦٤) .

المح الليبيدى : Lipid yolk : الليبيدات التى تدخل المح تنشأ فى البويضات من أجهزة جولجى ، حيث تمتلىء حويصلات هذا الجهاز بالليبيدات وتنمو وتتطور إلى أجسام مح ليبيديه ، واثناء ذلك يحدث تغير لتركيب الليبيدات . ففى البداية يظهر فقط قطرات فسفوليبيديه ، يلى ذلك ظهور قطرات بها جليسرات ثلاثيه يحيط بها غلاف من فسفوليبيدات واخيرا تبقى قطرات متجانسه من جليسرات ثلاثيه . ويعتقد أن هذه تمثل خطوات متتالية من تكون

المح الليبيدى وأن الفسولبيدات تستغل فى تخليق صفائح المح (سيشاتشر ، باجا **Seshacher & Bagga**) عام ١٩٦٣) .

وقد تلعب الخلايا الحويصليه دورا هاما فى نقل البيدات إلى البويضات وفيما عدا البعوض من جنس ***Culex*** وفى الحشرات التى بها أنابيب مبيضية ذات خلايا مغذية تحصل على الليبيدات من الخلايا المغذيه فى مرحلة مبكرة من نمو البويضات .

الجليكوجين glycogen : لا يوجد الجليكوجين فى بويضات جميع الحشرات ، وفى حالة وجوده يستمد من الخلايا المغذيه ومن الخلايا الحويصليه . فى جنس ***Bombus,*** و***Anisolabis*** تمثل سكريات الهميولمف إلى جليكوجين بداخل الخلايا المغذيه والذى ينتقل بعد ذلك إلى سيتوبلازم البويضات (بونهاج **Bonhag**) عام ١٩٥٦ ، هوبكنز ، كنج **Hopkins & King** عام ١٩٦٣) . وفى حشرات أخرى يظهر الجليكوجفى البويضات بعد تحلل الخلايا المغذيه فى هذه الحالة يعتقد أن الجليكوجين يشتق من الخلايا الحويصلة ، وفى النحل جنس ***Apis*** يخلق من الجلوكوز فى سيتوبلازم البويضة .

٨ - ٤ - ٤ تكوين الغشاء المحى

الغشاء المحى يعتبر الغشاء الخارجى للبويضة .يفرز هذا الغشاء عند الانتهاء من ترسيب المح ، وفى بعض الحالات يعدل الغشاء البلازمى الموجود إلى الغشاء المحى وفى حالات اخرى يتكون فى المسافة البينيه بين الخلايا الحويصليه والبويضة ، حيث تكثف قطرات من مواد معينه لتكون هذا الغشاء ، وهذه القطرات تستنبط من الخلايا الحويصلية والبويضة معها .

٨ - ٤ - ٥ تكوين قشرة البيضة

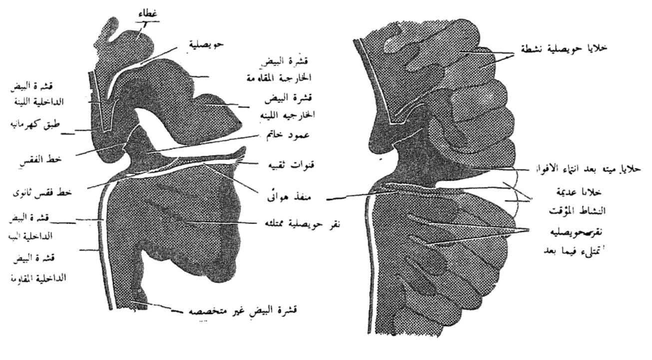
تكون قشرة البيضة من افرازات الخلايا الحويصليه فقط ، ولو أنه فى فصيلة ***Acrididae*** تشترك معها افرازات من قناة المبيض المشتركه وتعرف قشرة البيضه التى تفرزها الخلايا الحويصليه بالكوريون (بالصَّدفَه) ، ويتركب من طبقتين : قشرة البيضة الداخليه **endochorion** وقشرة البيضة الخارجيه **exochorion** ، وعلى الأقل فى جنس ***Rhodnius*** هاتان الطبقتان غير متجانستان كيماويا ، ويتطلب تكوينها سلسله افرازات متتالية تبدأ بإنتاج قشرة البيض الداخليه عن طريق افراز قطرات من الفينولات العديدة ترسب على الغشاء المحى ، ثم انتاج ماده بروتينيه تدبغ بعد فترة وتصبح مقاومة نتيجة إضافة المزيد من قطرات الفينولات العديدة كذلك تكون قطرات هذه المادة طبقة اخرى أعلى الطبقة البروتينية يلى ذلك تكوين طبقه ذات لون كهرمانى نتيجة إضافة زيت إلى البروتين المدبوغ وهذه تلتصق مع طبقة بروتين ثانيه أعلى الطبقات ولا تكون الطبقة الأخيرة متجانسه حيث يسرع من ترسيبها عند حواف الخلايا الحويصليه عن منتصف هذه الخلايا ، ولذلك تظهر نقر فى قشرة البيضة فى الجزء المقابل للخليه . يدبغ هذا البروتين ايضا ولكن بصورة أضعف من يدبغ الطبقة الداخليه .

تضاف قشرة البيض الخارجية أثناء مرحلة ثانية افرازية للخلايا الحويصلية . وعلى عكس الطبقة الداخلية لا

يحدث بها أى تعديل بعد إفرازها . ويبدأ تكوين قشرة البيضة الخارجية بافراز ماده بروتين لبيدى lipoprotein أعلى طبقة قشرة البيض الداخليه والمزيد منها حول حواف الخلايا الحويصليه وبالتالى تملىء النقر المتكونة سابقا ولإتمام تكوين قشرة البيضة يضاف المزيد من البروتين الليبيدى ليكون طبقة متجانسه مقاومة .

قد يظهر بقشرة بيض كثير من الحشرات رسوم أو علامات سداسيه الاضلع ، وهذه تمثل بصمات الخلايا الحويصلية المفرزة للقشرة (بيمنت Beament عام ١٩٤٦ – ا) .

وترتبط أماكن متخصصه من قشرة بيض *Rhodnius* بافراز نفس المواد كالتى تفرز على السطح الكلى للبيضة ولكن بنسب مختلفة أو قد تلغى كليا . إذن هناك حلقات خلويه فى النسيج والتى بواسطة تميز افرازى ينتج عنه غطاء البيضة ، ووصلة اتصال الغطاء مع قشرة البيضة وكذلك النقير والمنافذ الهوائية (شكل ٨ – ١٢) (بيمنت Beament عام ١٩٤٧) . فمثلا الخلايا التى تنتج الوصله لا تنتج قشرة البيض الخارجيه وتظهر المنافذ الهوائية على هيئة نقر حويصليه عميقه شبيهة بالنقر الضحله التى تنتج بواسطة الخلايا الحويصليه الأخرى



شكل (٨ ــ ١٢) : قطاع فى قشرة بيض حشرة *Rhodnius* عند منطقة إتصال غطاء البيضة مع باق قشرة البيضة . (أ) عند الإنتهاء من ترسيب قشرة البيض ، (ب) فى مرحلة افراز قشرة البيض بواسطة الخلايا الحويصليه (عن بيمنت Beament سنه ١٩٤٦ ب) .

فى فصيلة Acrididae تقوم قناه المبيض المشتركه بافراز قشرة بيض إضافيه extrachorion أعلى قشرة البيض الخارجيه ، وتفرز هذه على هيئة طبقة متجانسه ومتساويه السمك ولكن تبدأ فى الانكماش والبيض مازال فى قناة المبيض ويستمر ذلك حتى بعد وضع البيض ، وعمليه الانكماش غير متساوية ومن ثم تظهر بعض جزر من قشره البيضة الخارجية وبالتالى يظهر سطح البيض بنقوش مميزة (هارتلى Hartley عام ١٩٦١) .

٨ - ٤ - ٦ العوامل التى تتحكم فى تكوين البويضات

يعتمد نمو وتكوين بويضات ناضجة على توافر ظروف بيئيه مناسبه وعلى عوامل أخرى تختلف أهميتها باختلاف اجناس الحشرات (جوهانسون Johansson عام ١٩٦٤ ؛ نوريس Norris عام ١٩٦٤) . فمثلا فى العديد من الحشرات التى تمتاز بالسكون فى طور الحشرة اليافعة ، يحدث النضج الجنسى للحشرة تحت ظروف النهار الطويل ودرجات الحرارة المرتفعة . يعتبر توافر الغذاء المناسب ايضا من العوامل المهمه وفى حالة غياب أو قلة المواد البروتينيه قد تفقد الحشرات القدرة على نضج البيض . وفى كثير من أجناس البعوض وبق الفراش تحتاج الحشرة إلى وجبه دم غذائية قبل ان تنتج بيض ، هذا بالرغم من أن البعوض يستطيع أن يعيش لفترات طويلة بالتغذية على مادة سكرية . وفى اناث الجراد من جنس *Schistocerca* يعجل وجود ذكور ناضجه معها من مرحله تكوين البيض بها .

لا يحدث تكوين البيض إلا عند توافر قدر كاف من البروتين فى الغذاء . أما تأثير الظواهر البيئيه عادة فينتقل عن طريق الجهاز العصبى المفرز للهرمونات . وللخلايا العصبيه المفرزه بالمجموعة الوسطيه للمخ تأثيران ؛ تأثير أول مباشر على تخليق البروتين ويشمل تخليق المح البروتينى وتأثير ثانى غير مباشر عن طريقة التأثير على الغده الكرويه Coropa allata ، حيث أن وللهرمون المفرز من هذه الغدة له تأثير مباشر على الأيض ، ولكن فى ***Schistocerca*** يتحكم هرمون هذه الغده فى إمتصاص البويضة للبروتينات (هاينيم Highnam عام ١٩٦٤ ؛ تلفر Telfer عام ١٩٦٥ ؛ ويجلسورث Wigglesworth عام ١٩٦٤ ، دى وايلد Dewilde عام ١٩٦٤ - ب) .

٨ - ٥ إعادة امتصاص البويضات

Resorption of oocytes

فى العديد من الحشرات التابعه لرتب مستقيمه ونصفيه ، وثنائيه وغشائيه وغمديه الأجنحة يحدث تتحلل للبويضات ويعاد امتصاصها بجسم الحشرة وتظهر هذه الظاهرة عاده فى حالة جوع الحشرة أو تحت ظروف غير ملائمة لنموها (هوبكنز ، كنج ,Hopkins & King) عام ١٩٦٤) . وفى بق الفراش فى حالة عدم حدوث تلقيح للانثى يحدث اعادة إمتصاص للبويضات ، وفى الجراد الصحرواى تقل نسبه إعاده امتصاص البويضات فى حالة وجود الإناث مع ذكور ناضجه جنسيا .

وإيضا فى الجراد تعتبر توفير البروتينات فى الدم والهرمون الذى ييسر دخول هذه البروتينات إلى البويضات من العوامل التى لها تأثير على إعادة إمتصاص البويضات (هاينيم ، لوسس ، هيل ,Highnam, Lusis Hill عام ١٩٦٣) .

كذلك فى حشرة *Culicoides barbosai* (رتبة ثنائيه الأجنحة) يتناسب عدد البويضات التى تنمو فى الدوره الثانية بعد وضع بيض الدوره الأولى طرديا مع كميه وجبه الدم الغذائيه التى تناولتها الحشره ، وفى حاله تجويع الحشره فإن ٧٥٪ من البويضات الناميه تبدأ فى التحلل . (لينلاى ,Linley عام ١٩٦٦) . وفى الحشرات الطفيليه من رتبة غشائيه الأجنحة تتحلل البويضات بجسم الأنثى فى حالة غياب العائل المناسب ويتزامن ذلك مع دورة تكوين بويضات جديدة وبذلك يستطيع الطفيل وضع بيض عند لقاء العائل المناسب (فلاندرز ,Flanders عام ١٩٤٢) .

وتحدث إعادة امتصاص البويضات فى أى مرحلة من مراحل تطور البويضات ولكن تتركز فى البويضات القاعديه المحتويه على المح ، وهى عمليه منظمه بحيث يتحول فيها النسيج الحويصلى إلى خلايا ملتهمه محيه – Vitello phages ، حيث تزداد الخلايا الحويصليه فى الحجم وتمتد على هيئة ثنايا داخل البويضة ويتلاشى الغشاء بينهما ويلتهم ويهضم المح قبل أن تتحلل البويضة ذاتيا . ما تبقى من المواد الممتصه يُكَوِّن ما يشبه الجسم الأصفر . فى الجراد يتخذ هذا الجسم اللون الأصفر نتيجة تراكم اللبيدات به (لوسس Lusis, عام ١٩٦٣) .

٨ – ٦ التبويض

Ovulation

التبويض عمليه تصاحب نزول البويضة إلى قناه المبيض ويرتبط ذلك بخروجها من النسيج الحويصلى المحيط بها وإختراق سدة الغشاء الطلائى بشمراخ الأنبوبه المبيضيه . فى جنس *Periplaneta* تساعد مرونه غشاء الغلالة الخاصة على دفع البويضة إلى قناة المبيض ، وقد تخزن البيضة به مؤقتا إلى أن يتم وضعها . فى بعض الأجناس يساعد وجود الياف عضلية بغشاء الأنبوبة المبيضية فى حركة نزول البويضات . فى بعض الرتب كما فى مستقيمة الأجنحة تحدث عمليه التبويض فى جميع الأنابيب المبيضيه فى آن واحد ولكن فى بعض الرتب الأخرى كما فى الحشرات التى تلد احياء من رتبه ثنائيه الأجنحة يحدث بالأنابيب المبيضيه التبويض بالتبادل أو فى تعاقب .

وفى رتبه حرشفيه الأجنحة تضع الأنثى عدد كبير جدا من البيض مع أن بها ثمانيه أنابيب مبيضيه فقط ، ولا يتم وضع البيض إلا بعد تجمع عدد كبير منه فى شمراخ الانبوبة المبيضة الذى يمتاز بطويل فى هذه الحاله . كذلك فى بعض الحشرات المتطفله من رتبه غشائيه الأجنحة مثال *Apanteles* يخزن عدد كبير من البيض فى قناتى المبيض الجانبيتين لكى تتمكن الحشره من وضعه بسرعه فى حالة العثور على العائل المناسب (Flanders, 1942) وتؤدى مرونه الغلاله الخاصة إلى انثناءها عقب افراز البويضة مجبرا اتخاذ البويضة التالية مكان قاعدى بالأنبوبه المبيضيه . عقب التبويض يستمر وجود بقايا الغلاف الحويصلى على هيئة سداده جديدة بشمراخ الأنبوبه المبيضيه ويظهر كنسيج مضغوط شديد الثنايا ويعرف بالجسم الاصفر . ولو أن هذه الأجسام تتحلل تدريجيا إلا أنه قد يظهر ٢ أو ٣ منها بقاعده الأنبوبه الواحده دالة على عدد مرات التبويض (Singh, 1958) . فى جنس *Melophagus* عند التبويض بطرد معظم بقايا الخلايا الحويصليه والمغذيه خارج الأنبوبه المبيضيه عندما تنقبض وقت التبويض ويبقى فقط أثر صغير للنسيج الحويصلى وفى هذه الحاله يكون انقباض الأنبوبة المبيضيه بطىء ولا يكمل إلا عند اكتمال نمو البويضة التاليه (Saunders, 1964) .

الفصل التاسع

سلوك التزواج وإنتقال المنى إلى الأنثى

MATING BEHAVIOUR AND THE TRANSFER OF SPERM TO THE FEMALE

يمكن تعريف سلوك التزواج فى الحشرات بأنه العمليات التى تشتمل على إلتقاء الجنسين وقيام الذكر بتلقيح الأنثى ، وتشتمل من الناحية النموذجية على عدة خطوات متتالية ولكن ليس من الضرورى أن تكون منفصلة تماما عن بعضها . وللتسهيل ستشرح كل خطوة على حده . لحدوث الجماع لابد من تقارب الجنسين ، ويساعد فى ذلك ظهور رائحة وحدوث صوت متخصص ، وكلاهما قد ينتقل لمسافات طويلة ، وتلعب الرؤية ايضا دوراً هاماً ، وبصفة خاصة فى الحشرات النهاريه قد يكون لسلوك التطريد الذى يحدث فى بعض أنواع الحشرات علاقه فى تكتل مجاميع الحشرات لحدوث التزواج .

وقد يكون الجذب المؤدى إلى تكتل مجاميع الحشرات متخصص للنوع الواحد ، ولكن فى بعض الأحيان يتطلب مزيدا من التميز بين الحشرات ، ويشمل التميز إشارات مختلفة بالإضافة إلى عامل الرؤية وتنبيهات كيماويه . كثيرا ما يؤدى تكتل الحشرات إلى جذب عدد كبير من الذكور حول أنثى واحدة مؤدياً إلى حدوث اعتداءات بين الذكور .

فى بعض أجناس الحشرات تتقبل الأنثى الذكر مباشرة ، ولكن فى البعض الأخر تتطلب الأنثى بعض التأثيرات المنبهة قبل السماح للذكر بالإتصال بها . وقد تشمل هذه التأثيرات مغازله وتودد من الذكر باستعمال مجموعة منبهات قد تكون فى صورة تقديم غذاء إلى الأنثى ، وعقب ذلك يلتقى الجنسان فى وضع مميز غالبا ما يرقد إحدهما فوق الآخر ثم يحدث الجماع بالتقاء الأعضاء التناسلية الخارجية والتى تكون فى الذكر متخصصة للإمساك بالأنثى .

فى الحشرات البدائية ، ينتقل المنى إلى الأنثى داخل ما يسمى بالمستودع المنوى الذى ينتجه الذكر ، ولكن فى مجاميع الحشرات الأخرى ينتقل المنى مباشرة بواسطة القضيب .

أما المستودع المنوى فإما أن يوضع بجسم الأنثى ويتم نقله إلى كيس الجماع فى الأنثى ومنه ينتقل إلى القابلة المنوية ويخزن بها لحين حدوث إخصاب البيض . وقد ينقل المنى أيضا مباشرة إلى القابلة المنوية . ولكثير من الحشرات سلوك مميز بعد حدوث التزواج .

الجماع *MATING*

٩ - ١ التزاحم Aggregation

لإتمام حدوث عملية الجماع لابد من وجود كل من الذكر والأنثى فى مكان واحد ، وتُتَّبع حيل شتى لجذب أحد الجنسين للأخر . فقد تفوح من الأنثى رائحة جاذبة للذكر وهذه الروائح تُسمىَ الفرمونات **Pheromones** التى تحملها التيارات الهوائية لمسافات طويلة ويكون لها مفعول جاذب حتى بتركيز منخفض ؛ ففى الحشرات التابعة لرتبة حرشفية الأجنحة تستطيع الأنثى الواحدة جذب عدد كبير من الذكور . الروائح الجنسية التى تفرز من الإناث معروفة أيضا فى بعض انواع الصراصير والحشرات التابعه لرتب غمديه ، وغشائيه ومتساوية الأجنحة ، أما الروائح الجنسية الجذابة والمفرزة من ذكور الحشرات فهى أقل وجوداً وفى هذه الحاله تكون شديدة التخصص (جاكوبسون Jacobson, عام ١٩٦٥) .

ومن عوامل الجذب الجنسى أيضا فى كثير من الحشرات إصدار أصوات تنتقل لمسافات بعيدة ولها تأثير متساو فى حالة حدوثها ليلا ونهارا . وهى من طرق الجذب الأساسية فى ***Gicadas*** والحشرات التابعة لرتبة مستقيمة الأجنحة . وقد يكون لكل نوع منها لحن مميز . وقد تجذب الأصوات الصادرة كلا الجنسين ؛ ففى النطاطات يتحرك كلا الجنسين فى إتجاه الصوت الحاد الصادر لنوع معين من هذه الحشرات وينطبق هذا ايضا على ***Gicadas*** . وفى شمال أمريكا لوحظ تجمع ثلاثة أجناس من **Magicicada** فى مكان واحد ولكن يتكتل كل نوع وينعزل عن الآخر بواسطة إصدار ألحان متخصصة . وفى معظم الحشرات التابعة لرتبة مستقيمة الاجنحة تعتبر الذكور فقط هى القادرة على إصدار صوت حاد ، ولكن فى بعض النطاطات يطلق كلا الجنسين أصوات إستجابة لبعضها .

قد تستغل الرؤية لجذب جنس لآخر وخاصة فى الحشرات النهاريه . وعلى العكس من الفرمونات وإصدار الأصوات فإن الرؤية تكون غير متخصصة ، فمثلا ذكور فراشات ***Hypolimnas*** تطير تُجاه أى شىء متحرك فى حجم الأنثى المناسبة ، وفى ***Eumenis*** من رتبة حرشفية الأجنحة تنجذب إلى أى هدف قاتم اللون متذبذب . كذلك تحدث إستجابات غير متخصصة فى العديد من حشرات ثنائية الأجنحة وغيرها من الحشرات . وأحيانا تستغل الرؤية لجذب الحشرات الليلية ويحدث هذا أساساً فى الخنافس من فصائل **Lampyridae, Elateridae** التى تظهر بالألون المضيئة البراقة . وقد يكون كل من الجنسين أو الأنثى فقط مضيئة ، ويلاحظ أن الصفات الطبيعيه للضوء مثل الطول الموجى والتردد الاضائى يكون مميزا للجنس .

أحيانا قد تؤدى ظروف بيئية معينه إلى تكتل وتجمع النوع الواحد من الحشرات وطبيعى أن لذلك دوره الأساسى فى حدوث الجماع . وتنجذب بالرائحه ذكور ***Andrena flavipes*** من رتبة غشائية الأجنحة للمنطقة التى تعشش فيها إناث الحشره ، وخارج تلك المنطقة أو حتى بالقرب منها لا يستطيع الذكر أن يتعرف على الأنثى (بتلر Butler, عام ١٩٥٦) ، بالمقارنة ذكر بعوض ***Culicoides nubeculosus*** ، (من رتبة ثنائية الاجنحة) ولو أنه لا يتغذى على دم الحيوانات إلا أنه ينجذب إلى العائل تماما مثل الأنثى ويحدث الزواج .

٩ - ١ - ١ تكوين اسراب

تكوين الأسراب عبارة عن سلوك تتجمع فيه الحشرات فى منطقة محدودة وتعتبر رد فعل لصفة معينه بظروف البيئة . وليس من الضرورى أن يكون لهذا السلوك علاقة بالتجمع من أجل التزواج ولو أن هذا قد يتم طبيعيا فى السرب ، وتكوين الأسراب معروف فى رتبة ثنائية الأجنحة خاصة فى تحت رتبة Nematocera وفى بعض الأجناس من فصيلتى Tabanidae, Stratiomyidae . ولا يعتبر التجمع فى أسراب دليل من دلائل السلوك الإجتماعى من جانب الحشرة ولكن بعود إلى استجابة عامة للنوع الواحد من الحشرات لعلامة مرئية . قد يتراوح عدد الحشرات بالسرب من فرد واحد إلى عدة مئات . وقد يكون العلاقة المرئية رقعة قاتمة لرمل مبتل أو روث حيوانى كما فى ***Culicoides nubeculosus*** أو رقعة فاتحة اللون كما فى ***C. riethi*** (داونس Downes, عام ١٩٥٥) . كذلك قد تتكون أسراب فوق هدف مرتفع كتجمع الأسراب فى الغابات أو أعلى الأشجار الطويلة . وليس من الضرورى أن تكون العلامة المرئية أسفل الحشرة فقد تكون السطح السفلى لافرع الأشجار كما فى جنس ***Serromyia*** . وتهبط الحشرات بالمكان المناسب بالعلامة المرئية عن طريق ضبط سرعة طيرانها ضد التيارات الهوائيه لحفظ البقاء فى مكان محدد . وأن قدرة الحشرة على الاحتفاظ بمكان ثابت فى الهواء يرجع إلى قوة الحشرة على الطيران ، فمثلا ***Tabanus thoracinus*** تستطيع أن تحتفظ بمكانها بسهولة ضد تيار هوائى بسرعة ٥ كيلو/ ساعة فى حين إن سرعة هواء ٣ كيلو/ ساعه كاف لبعثرة سرب من بعوض ***Culicoides*** .

ولا تحوم الحشرات فى مكان ثابت حتى تحت الظروف الملائمة ولكنها تقوم « برقصة » من أعلى إلى أسفل أو حركات من جانب لآخر فى حدود السرب . ويختلف ارتفاع الأسراب وغالبا ما يصل ما بين ٢ - ١٠ قدم فوق الهدف ،وفى المناطق الاستوائية تكثر صفة تكوين الأسراب فى فترة الشفق قبل الغروب أو قبل إشراق الشمس . أما فى المناطق المعتدلة فتتكون الاسراب خلال أى فترة من النهار . وقد تكثر الأسراب فى فترات الشفق عند درجات الحرارة المنخفضة ولكن معظم أجناس الحشرات تتميز بتفضيلها لفترات معينه لتكوين أسراب ، فمثلا فى غابات أوغندا تتجمع أسراب البعوض عند غروب الشمس اكثر من تجمعها عند الفجر (هادو ، كوربيت Haddow & Corbet, عام ١٩٦١) ، وبعد غروب الشمس بحوالى ١٥ دقيقة تظهر أعداد كبيرة من ***Mansonia fuscopennata*** ، وبعد ذلك بخمس دقائق تظهر ***M. aurita*** وبالرغم من ذلك يتوقف البعوض عن تكوين أسراب بعد ٤٠ دقيقة من غروب الشمس . ومن جهة أخرى يتجمع ذباب Tabanids أساساً فى النهار ، فمثلا تظهر ***Tabanus thoracinus*** بعد دقائق قليلة من بزوغ الفجر عندما يكون ميل الشمس ١٢° أسفل الأفق حيث يرى الحدود الخارجية للأشياء فقط . وتختفى هذه الحشرات بعد ٢٥ دقيقة من بداية وصول الإشارات الأولى للفجر (كوربيت ، هادو Corbet & Haddow عام ١٩٦٢) . وفى درجات الحرارة المعتدلة قد تحتشد Tabanids فى فترة متأخرة من الصباح فى حين تتجمع حشرات Culicoides فى فترة بعد الظهر . وعموماً فالأسراب المتجمعة فى فترات بعد الظهر تستمر متجمعة على مدى ، فى حين إن الأسراب التى تحدث فى فترة الشفق لا تستمر اكثر من ١٥ دقيقة .

ويرجع توقيت تكون الأسراب فى فترة الشفق إلى شدة الضوء ولكن ظهور أسراب البعوض تكون فى فترات محدودة جداً لا أرتباط لها بشدة الضوء . قد يكون الإنخفاض السريع عقب الغروب لحدة الضوء بمثابة عامل منبه ،

ولا تستجيب الأجناس المختلفة للحشرات للضوء بدرجة واحدة . (نيلسن ، نيلس Nielson & Nielson, عام ١٩٥٨) . ويتعطل نشاط تكوين الأسراب عند انخفاض الضوء عن حد معين وعلى العكس يتوقف تجمع الحشرات بعد شروق الشمس عندما تزداد الإضاءة إلى حد معين ، مع مراعاة أن درجة الحرارة المنخفضة قد تكون أيضا عاملا محددا .

وليس من الضرورى أن تكون أسراب الحشرات من رتبة ثنائية الأجنحة مقصورة على جنس أو نوع واحد من الحشرات ، فقد شاهد (هادو ، كوربيت Haddow & Corbet عام ١٩٦١) . أجناسا عديدة من البعوض بالأضافة إلى حشرات Tipulids وغيرها فى سرب واحد . ومعظم أسراب ثنائية الأجنحة تضم ذكور فقط ولكن فى العديد من أجناس *Mansonia* و *Ceratopogon* و *Bezzia* تتجمع الذكور مع الإناث فى حين أنه فى جنس *Serromyia* وأجناس قليلة من البعوض تكون إناث الحشرات أسراباً منفصلة هذا بالاضافة إلى أسراب الذكور .

وفى بعض الأجناس تطير الإناث داخلة فى أسراب الذكور ، ويحدث الجماع بينهما ، ويحدث هذا مثلا فى *Culicoides nubeculosus* و *Mansonia fuscopennata* و *C. riethi* ولكن يتم التزاوج فى هذه الأجناس أيضا خارج الأسراب ، أى أن تكوين الأسراب هو العامل المحدد بدليل أنه فى بعض الحالات لا يحدث التزاوج فى اسراب . ولو أنه فى *Tabanus thoracinus* تتجمع الإناث حول الأسراب التى تضم ذكور فقط مؤدية إلى حشد كبير لحشرات هذا الجنس (كوربيت ، هادو Corbet & Haddow, عام ١٩٦٢) . وهناك إعتقاد بأن تكوين الأسراب يزيد من النشاط الجنسى للحشرة ولو أنه ليس من الضرورى أن يقود ذلك إلى التزاوج .

فى بعض الحشرات المائية من رتب Ephemerptera, Plecoptera Trichoptera يتكون سرب من ذكور توجد أعلى سطح الماء وقد تنضم الإناث لاتمام الجماع .

٩ - ٢ التعارف Recognition

من الضرورى أن تتعرف الحشرة على الفرد الآخر من نفس جنسها حتى لا يضيع مجهود البحث والجماع مع الحشرة من جنس آخر . أحيانا يكون إنجذاب الحشرات متخصصا ويكون هذا مؤكدا فى حالة وجود الفرمونات الجنسية الأنثوية . فمثلا ذكور *Saturnia* (رتبة حرشفية الأجنحة) تحاول الجماع مع أى شيء ينبعث منه رائحة مركزة من مادة الأنثى الجاذبة دون الحاجة إلى منبه آخر . ولكن بما أن عوامل الجذب الجنسية ليست دائما متخصصة وعادة ما توجد عوامل أخرى للتعارف ، وقد تشترك فى هذا الرؤية البصريه . فمثلا ذكور *Hypolimnas* تستطيع أن تتعرف على الأنثى بواسطة لونها البنى المميز ويزيد تمييزها بوجود حواف سوداء محددة . ذكور *Drosophila* يرجع التعارف الأوّلى على الأنثى بواسطه الرؤية ثم يوجد تمييز محدد يشمل النقر بواسطة زوج الأرجل الأمامية ، وفى غياب حالة المنبه (الذى غالبا ما يكون تنبيهاً كيماوياً) تنقطع المغازله (أو التودد) . فى الحشرات الكاملة حديثة الإنطلاق *D. melanogaster, D. similis* تكون الأنثى هى المسئولة عن تمييزالذكر من جنسها ولكن بعد عدة أيام من انطلاق الحشرة يستطيع الذكر أن يتعرف على الأنثى من جنسه (ماننج Manning, عام ١٩٥٩) . وينجذب ذكور *Andrena* بواسطة الرائحة إلى عشوش الإناث ولكن التنبيه النهائى يكون عن طريق تميز الأنثى بأرجلها التى تتخذ لونا برتقاليا . ويلعب الصوت دوراً أساسيا فى تعرف أجناس

الحشرات على بعضها ، فمثلا يستطيع تميز الإناث التى تطير فى سرب الذكور عن طريق معرفة سرعة تردد ضربات أجنحتها .

ولو ان للحشرة القدرة على تميز فرد آخر من جنسها فقد يكون هذا الادراك ضعيفا وقد يتقارب ذكر من ذكر آخر محاولا الجماع به وهذه الظاهرة قد تنتشر خاصة عند إنخفاض أعداد الإناث .

٩ - ٣ عدوانيه الذكور Male aggression

فى حالة قلة أعداد الإناث قد يؤدى التنافس بين الذكور إلى العدوان بينها . وهذه الظاهرة ليست منفصلة تماما عن محاولة ذكر للجماع بذكر آخر . ويحدث كثيراً فى بعض حشرات غشائية الأجنحة وفى النطاطات حيث يوجد لحن مميز ينشد فى حالة تداخل ذكر آخر فى فترة التودد لأحد الأفراد . فالذكور تشدو ضد بعضها إلى أن ينسحب الدخيل .

وقد تتعارك ذكور صراصير الغيط عند مواجهة بعضها وحتى فى حالة غياب الإناث وأثناء ، ذلك تهاجم بعضها بالضرب بواسطة قرون الإستشعار أو الرفس بواسطةالأرجل الخلفية وقد تزداد المعركة عنفاً فى حالة تجمع مجموعة من ذكور صراصير الغيط فى حيز ضيق فسرعان ما تتكون سلطة مرتبه تكون ثابته لفترة من الوقت . وتوقف مكانة الفرد فى هذا المجتمع الصغير على عمره وآخر مرة لتزاوجه أو بقائه فى العزل وكذلك مدى سيطرته فى معاركه الأخيرة (الكسندر Alexander, عام ١٩٦١) .

الأقليمية Terriotory : فى إحدى التجارب وضع عدد من ذكور صراصير الغيط فى مساحة محدودة فأدى ذلك إلى كثرة العراك بين الحشرات ثم وجد أن كل حشرة قد أحدثت نفقاً أو شقا لعدة ليالى متتالية وأصبحت مسيطرة على هذا المكان وما حوله بحيث إنقسمت المنطقة إلى أقاليم عدة ، وبهذه الوسيلة تقل المواجهة بين الذكور وتنتظم فترات إصدار الأصوات لجذب الإناث . وهذا السلوك للتقسيم الإقليمى يؤدى إلى انتشار الذكور على مساحة أكبر ويزيد من المجال الصوتى الذى يجذب الإناث . وأخيرا عندما تقترب الأنثى تستطيع أن تحدد مكان الذكر الداعى بسهولة أكثر عنه فى حاله حصر الذكور كلها فى حيز محدد (الكسندر Alexander, عام ١٩٦١) .

وتنتشر أيضا ظاهرة تقسيم المنطقة إلى أقاليم خاضعة لذكر معين فى ***Sphecius*** ، فمعظم ذكور هذا الجنس تخرج من العذارى قبل الإناث ، وكل ذكر يحتل إقليما معيناً طارداً الأجناس الحشرية الأخرى من تلك المنطقة أو بتعارك مع ذكور من نفس نوعه ويصل فى النهاية إلى حالة تأكيد سيطرة الذكور كل على منطقة محددة قد يستمر فيها لمدة تزيد عن أسبوع ، وعند دخول انثى غير ملقحة إلى المنطقة يتبعها الذكر ويحدث الجماع بينهما . ونتيجة لهذا السلوك ينتشر الذكور فى أقصى مساحة مما يزيد من فرصة الإناث للعثور على رفيق وفى نفس الوقت يقلل من الإعتداءات بين الذكور (لين Lin, عام ١٩٦٣) . وقد شوهد سلوك التقسيم المحلى فى بعض أنواع الرعاشات حيث تطير الذكور فوق مساحة محددة من سطح الماء طاردة للدخلاء ويسيطر الذكر بالتالى على إقليم خاص . وبعد فترة تتعرف الحشرات على حدود الذكور وبالتالى تقل المواجهة بينهم . وفى بعض الحالات تلجأ الحشرات إلى سلوك التنبيه بواسطة الإشارات بدلاً من التعارك . فمثلا ذكر ***Plathemis*** يستعرض السطح العلوى لبطنه الظاهر

باللون الأبيض المزرق ، مؤديا إلى طيران الذكور الأخرى من تلك المنطقة ، وفى حشرة **_Perithemis_** يعتبر اللون الكهرمانى للأجنحة هو العامل المثير . وقد يقلل تأثير هذا السلوك من إزعاج حشرات أخرى فى فترة الجماع التى يليها وضع البيض ، وفى أجناس آخرى يزيد من الإنتشار البيئى للجنس الحشرى (كوربيت **Corbet** عام ١٩٦٢ ؛ كوربيت ، لونج فيلد ، مور **Corbet, Longfield & Moore** عام ١٩٦٠) .

٩ - ٤ اثارة الإناث

Stimulation of the female

حينما يتعرف الذكر على الأنثى قد يعلوها محاولا الإتصال بها ، ويحدث هذامثلا فى **_Ammophila_** (رتبة غشائية الأجنحة) و **_Musca_** (رتبة ثنائية الأجنحة) وفى حشرات رتبة الرعاشات . وفى حالات اخرى لا تستجيب الأنثى مباشرة للذكر وتكون متحفظة وتحتاج إلى أن يثيرها الذكر قبل السماح له بالجماع بها كذلك قد لا تستجيب لفترة ما بعد إتمام الجماع .

الإناث التى لا تستجيب للذكر ترفضه إما برفسه أو باستغلال بعض الطرق المثبطة . فمثلا فى **_Drosophila_** لا يستطيع الذكر الجماع بالأنثى إلا بعد فرد أجنحتها وأعضائها التناسلية الخارجية . ولتجنب الإتصال الجنسى تلجأ الأنثى إلى رفرفة أجنحتها ولوى بطنها جانبا . فى حين أن الأنثى حديثه التلقيح تبسط حلقات بطنها الطرفيه وهذه الحركات تمنع الذكر من الجماع بها وكذلك تثبط تودده لها .

العوامل التى تتحكم فى تقبل الإلتقاء الجنسى غير محدده ولا تتوقف على نضج البيض بجسم الأنثى حيث أن أنثى الجراد تستقبل الذكر للتلقيح حتى قبل افراز المح بالبويضات القاعديه بها . وقد اوضح (روث وبارث **Roth & Barth** عام ١٩٦٤) أنه فى **_Byrsotria_** (رتبة الصراصير وفرس النبى) تزيد أى وجبه غذائيه بسيطه من استجابة الأنثى حتى ولو كانت هذه الوجبة غير كافية لاتمام افراز المح . ويعتقد إن تناول الغذاء له تأثير منبه على الجهاز العصبى المفرز للهرمونات الذى يتحكم فى التقبل الجنسى ، وتوجد بعض الأدلة تشير إلى أنه فى النطاط توجد عوامل تنقل من الغدد التناسلية بواسطة الدم تكون مسئولة عن الإستجابة الجنسية .

٩ - ٤ - ١ أهداف الغزل

الأغراض الفسيولوجية لغزل الذكر لأنثى غير واضحة تماما ولكن توجد لها بعض التفسيرات ، فمثلا فى بعض الأجناس يلجأ الذكر إلى التودد للأنثى قبل الجماع بها لكى يتجنب مهاجمتها له . فذكور **empids** تقدم غذاءاً للأنثى أثناء الإلتقاء بها ، وفى أجناس اخرى يعتبر تقديم أى شيء للأنثى من طقوس الجماع حيث قد يقدم لها الذكر إما ورقة نباتية ملفوفة بشرنقة حريرية أو حتى شرنقة فارغة . أما ذكر **_Panorpa_** فيفرز قطرة من لعابه سرعان ما تجف وتبدأ الأنثى فى التغذى عليها اثناء تلقيح الذكر لها .

وفى كثير من الحلات يعتبر تجنب الأنثى للذكر وسيلة تلجأ إليها لكسب مزيداً من الوقت للتعرف والتأكد منه (ريتشاردز **Richards** عام ١٩٢٧ ، باستوك ، مانتج **Bastock & Manning,** عام ١٩٥٥) . ويعتقد بالتالى أن التودد السابق للتلقيح أساسى تميز الحشرات لنفس جنسها وإلا قد يحدث تزاوج ين الأجناس المتقاربة .

فى حشرات *C bigittlus* و *Chorthippus brunneus* (رتبة مستقيمة الأجنحة) يرتبط سلوك التودد الجنسى مميزاً للتفريق بين الأجناس ، ففى هذه الأجناس يتكرر محاولات الذكر لتقليح الأنثى وتكون الإناث أكثر استجابة عند سماعها الأصوات المميزة لجنسها . وفى السلالات المتقاربة لجنس *Drosophila* قد يوجد بعض الإختلافات فى سلوك الحشرات قبل الجماع . فمثلا ذكور *D. simulans* تقل الحركة المروحية للأجنحة من مثيلتها فى *D. melanogaster* كذلك تعتمد *D. s.mulons* على التأثيرات البعدية للتعارف أكثر من *D. melanogaster* .

قد تسلك الحشرات طرق أخرى مختلفة ؛ فمثلا يستجيب ذكر *Brysotria* إلى الفرمونات المنطلقة من الأنثى وعندئذ يطير بعيداً عنها قليلا فاتحا جناحيه وبهذه الوسيلة يعرِّض غدة خاصة توجد فى المنطقة الظهرية للصدر الاوسط التى تثير الأنثى فتسجيب بأن تعلو ظهره وتبدأ فى تناول إفرازات هذه الغدة ويستطيع الذكر أن يلقحها وهى بهذا الوضع .

ربما كان التودد السابق للتلقيح يساعد وصول الذكر إلى مرحلة الاستعداد للجماع ، كما فى ذكور *Gomphocerus* (رتبة مستقيمة الأجنحة) حتى أن الذكر ليفشل فى جماعة بأنثى حتى ولو كانت مستجيبة له إذا لم يسبق الجماع فترة غزل ، ولكنه ينجح فى تلقيح أخرى بعد فترة غزل قصيرة . (لوهير ، هوبر Loher & Huber, عام ١٩٦٦) .

٩ - ٤ - ٢ ميكانيكية الغزل

يرتبط التودد أو الغزل قبل حدوث التلقيح فى الحشرات بوسائل ميكانيكية أو حسية عديدة . قد تشمل المستقبلات الكيماوية كما فى جنس *Eumenis* حيث ينحنى الذكر تجاه الأنثى بحيث يلامس قرن استشعارها بغدة رائحة الجناح Alary scent gland الموجودة لدية . وقد يلعب السمع دوراً كما فى النطاطات حيث يقفز الذكر حول الأنثى مردداً أصوات مميزة وينتهى بأن يستقر على ظهرها . فى وتعتبر المستقبلات الميكانيكية أساسية لتنبيه إناث الدروسوغيلا ميلانوجاستر ، حيث يتقرب الذكر منها باسطاً جناحيه ويذبذبهما فى مستوى أفقى محدثاً تياراً هوائياً يمس قرن استشعار الأنثى . ووجد أن الأفراد ذات الأجنحة الصغيرة من هذا الجنس أقل نجاحاً فى إثارة الإناث (إيونج Ewing, عام ١٩٦٤) .وتلجأ كثير من الحشرات إلى العرض البصرى لإثارة الأنثى وكثيرا ما توجد علامات لتأكيد الحركة . فمثلا حركات أجنحة ذكور *Sepsids* تكون أكثر وضوحا نتيجة وجود حواف سوداء بطرف الجناح .

الغزل بالتغذية Courtship feeding : فى بعض الحشرات قد يكون للتغذية تأثير على زيادة استجابة الإناث كما فى *Byrsotria* (ريتشاردز Richarnd, عام ١٩٢٧) . وأيضا فى الصراصير تغذية الأنثى على إفرازات من الذكر يحث أو يجبر الأنثى على الركوب فوق ظهره لكى يتمكن من تلقيحها . فى حشرات عديدة من رتبة ثنائية الأجنحة مثل *Rivellia* وبعض الحشرات التابعة لفصيلة Sepsidae يجتر الذكر قطرات سائلة ويقدمها للأنثى قبل الجماع بها .

وفى البقه ***Stilbcoris*** التى تتغذى على بذور التين ، فيلتقط الذكر أحد البذور بواسطة أجزاء فمه ويقدمها إلى الأنثى ملامسا قرن استشعارها ، وباستخدام الزوج الأمامى لأرجله يذبذب الذكر البذرة التى يحملها على فترات متقطعة وفى نفس الوقت يحقن بالبذره قطرات من اللعاب (مما يجعلها اكثر جاذبية للانثى) ، فتتقرب الأنثى من البذرة وتفحصها وقد تغرز أجزاء فمها فيها وعندئذ يتقرب منها الذكر ويتم الجماع مع إستمرار تغذية الأنثى على البذرة (كارايون ,Carayon عام ١٩٦٤) . والذكور التى لا تحمل بذور عادة لا تلجأ إلى معازلة الإناث .

التغذية قبل أو أثناء الجماع صفة منتشرة فى الدبابير من تحت فصيله Thynninae ، ففى بعض الأنواع تغذى الأنثى نفسها أثناء التلقيح وفى أنواع أخرى يوجه الذكر الأنثى الغير ملقحة إلى مكان به غذاء وفير حيث يقوم بتغذيتها مباشرة من فمة أو بإجترار قطرات من الغذاء على بطنه أو على ورقة نباتية . وتتغذى الأنثى على هذه القطرات بواسطة أجزاء فمها المضمحلة . وفى أجناس أخرى يجمع الذكر رحيقاً أو ندوة عسلية وتحمل بواسطة شعيرات فى تجويف خاص أسفل رأسه ، وبالتالى تتغذى عليها الأنثى دون أن تحمل إلى مناطق التغذية (جيفن Given عام ١٩٥٤) .

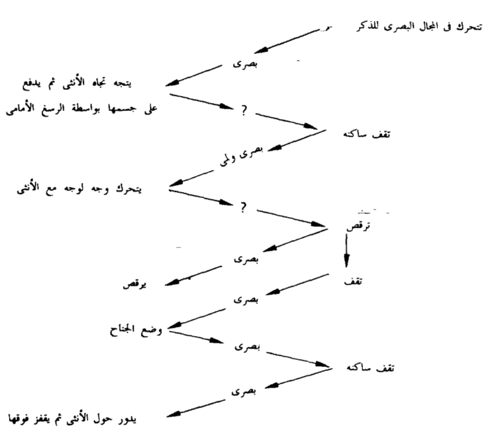
السلوك الغزلى المتتابع Sequence in courtship behaviour : لا يشمل الغزل فقط تنبيها واحدا من الذكر ولكن يشمل سلسلة متتالية من الأنشطة . وهذه قد يتحكم فيها الذكر ذاتيا أو عقب تنبيهه لأدائها أو قد يحتاج إلى منبهات من الأنثى التى تستجيب إلى إشاراته .

وفى ***Drosophila Melanogaster*** يدفع السلوك الذاتى الذكر إلى التقرب مباشرة من الأنثى حتى ولو كانت مخدرة بالإثير ، وفى هذا الجنس يقترب الذكر من الأنثى وينقرها بالزوج الأمامى للأرجل ثم يفتح أجنحته ويذبذبها فى اتجاه الأنثى ويدور حولها ويكرر ذبذبة الجناح عده مرات إلى أن يلعق اعضاءها التناسلية الخارجية ويقفز فوقها محاولاً تلقيحها . وتعبر إختلاف الحركات عن ارتفاع تدريجى فى الإثارة ، فذبذبة الأجنحة تمثل درجة إثارة أعلى من مواجهة الأنثى ويعتبر لعق اعضائها التناسلية الخارجية أعلى الدرجات (باستوك ،ماننج Bastock and Manning, عام ١٩٥٥) .

فى ***Drosophila subobscura*** تشمل حركات الغزل سلسلة استجابات للجنسين ، كل خطوة منها تنبه خطوة تالية فى سلوك الجنس الآخر (شكل ٩ — ١) ويتقرب الذكر إلى الأنثى وينقرها بواسطة زوج الأرجل الأمامية وتؤثر التنبيهات اللمسية والبصرية التى تقدمها الأنثى للذكر مما يجعله يبسط أجزاء فمه ويتحرك فى مواجهتها وينقرها على رأسها وعندئذ يقومان برقصة على هيئة خطوات من جنب لآخر وهما يواجهان بعضهما ، ثم يبدأ الذكر فى فتح جناحيه وعند انتهاء الرقص يفرد جناحيه فى وضع يعرف بالالتواء الزائد للجناح حيث يرتفع الجناح فى زاوية قائمة على الجسم مع إتجاه حافته الموجهة إلى أسفل ، ويحث هذا الوضع الأنثى على إيقاف الحركة ويدور الذكر حولها وأخيرا يقفز فوق ظهرها للجماع بها (براون ,R. G. Brown عام ١٩٦٥) . وحتى فى هذه الحالة فإن سلوك الغزل غير ثابت وقد يحذف بعض الخطوات . وقد شوهدت حركات متعاقبة للسلوك فى أنواع أخرى من الحشرات مثل صراصير الغيط (الكسندر ,Alexander عام ١٩٦١) . وفى ***Mormoniella*** (رتبة غشائية الأجنحة) (باراس ,Borrass عام ١٩٦٠) .

٩ - ٥ الإزدواج Pairing

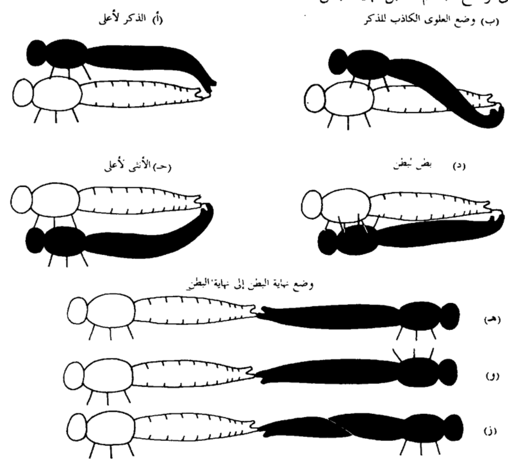
يقرب سلوك الغزل الذكر من الأنثى ثم يقفز أحدهما على ظهر الأخر ثم يحدث الجماع مباشرة بعد ذلك أو قد يبقى الزوجان هكذا لفتره قبل الجماع . وهناك أوضاع عديدة للزواج وتعتبر مميزة للنوع الواحد (شكل ٩ - ٢) . فالصراصير وبعض الحفارات والنطاطات تركب الأنثى فوق الذكر (شكل ٩ - ٢ جـ) وهذا الوضع هو الشائع فى معظم حشرات الرتب الأولية (الكسندر Alexander, عام ١٩٦٤) ومن الأوضاع العامة أيضاً ان يعلو الذكر ظهر الأنثى (شكل ٩ - ٢ أ) يشاهد ذلك مثلا فى ذباب من فصيلة Tabanidae ، وهذا الوضع أيضا يعتبر من الأوضاع الأولية فى الجراد من فصيله Acrididae ولو أن الذكر يعلو ظهر الأنثى إلا أن نهاية بطنه تلتف أسفل بطن الأنثى ويسمى بالوضع العلوى الكاذب للذكر (شكل ٩ - ٢ ب) . وتلتف أيضا نهاية بطن الذكر أسفل الأنثى فى *Panorpa* الذى يتخذ وضعاً جنباً لجنب فى بداية الجماع . وأحياناً قد تتقابل نهايات البطن على نفس المستوى الأفقى (شكل ٩ - ٢ هـ ، و) . وفى هذه الحالة قد تميل حلقات البطن الأخيرة بزاوية ١٨٠° ويحدث هذا مثلاً فى رتبة الحشرات نصفية الأجنحة غير المتجانسه (شكل ٩ - ٦ - ب) وفى فصيلة Tipulidae . ووجد أنه فى بعض حشرات فصيلة Tettigonidae والقليل من حشرات رتبة ثنائية الأجنحة أن



شكل (٩ ـ ١) : تمثيل للتفاعل المتبادل بين ذكر وأنثى *Drosophila subobscaura* أثناء فترة المغازلة .
(عن براون Brown سنه ١٩٦٥)

الوضع الذى تتقابل فيه نهايات البطن قد يتم والذكر مقلوب على ظهره فى حين أنه فى فصيلة Culicidae أن يتقابل السطحان البطنيان لكل من الذكر والأنثى (٩ - ٢ - د) .

وهناك إختلافات فى الأوضاع التى تتخذها الحشرات أثناء الجماع حتى فى حشرات الرتبة الواحدة . إذ أن جميع الأوضاع السابقة الذكر توجد فى الفصائل المختلفة من رتبة ثنائية الأجنحة كذلك فى رتبة مستقيمة الأجنحة حيث تتخذ حشراتها أوضاعا شتى ما عدا الوضع الذى يعلو فيه الذكر الأنثى وتقابل نهايات البطن على نفس المستوى الأفقى . أما فى حشرات رتبة نصفيه الأجنحة فلا تتخذ الوضع الذى تكون فيه الأنثى أعلى مع اتجاه البطن تجاه البطن . وفى حشرات رتبة ذباب مايو تتخذ الأنثى دائما الوضع العلوى ، وفى فرس النبى يتخذ الذكر الوضع العلوى الكاذب (الكسندر ، أوت Alexander and Otte عام ١٩٦٧) . وبمجرد أن يحدث اشتباكا للأعضاء التناسلية لكل من الذكر والأنثى قد يتغير وضعهما كما فى حشرات رتبى مستقيمة وثنائية الأجنحة فكثيرا ما يتغير الوضع إلى وضع الجسم مقابل نهاية البطن .



شكل (٩ - ٢) : أوضاع مختلفة تتخذها الذكور والإناث أثناء الجماع . الذكر ملون بالأسود والأنثى بالأبيض . (أ) الذكر فى الوضع العلوى (كما فى بعض ذباب رتبه ثنائية الأجنحة . (ب) الوضع العلوى الكاذب للذكر كما فى بعض حشرات فصيله Acrididae (جـ) الأنثى فى الوضع العلوى (كما فى بعض حشرات رتبة مستقيمة الأجنحة) (هـ) وضع نهاية البطن مع عدم التواء بطن الذكر (كما فى بعض الحشرات التابعة لرتبة غشائية الأجنحة) (و) وضع نهاية البطن إلى نهاية البطن مع انقلاب بطن الذكر (كما فى بعض حشرات فصيلة Tettigonoidea (ز) وضع نهاية البطن إلى نهاية البطن مع التواء بطن الذكر (كما فى تصفيه الأجنحة غير المتجانسة) .

وأثناء الأزدواج يقبض الذكر على الأنثى بأرجله ، فمثلا ***Aedes aegypti*** تتصل الحشرات بالسطح البطنى مقابل السطح البطنى للحشرة ويمسك الذكر زوج الأرجل الخلفية للأنثى فى فراغ الجزء البعيد للعقلة الرسغية عن طريق ثنى الرسغ ويقوم زوجا الأرجل الوسطية والخلفية للذكر بدفع الأنثى إلى أعلى إلى أن يتم إلتقاء الأعضاء التناسلية ، وأثناء ذلك قد تشتبك الأرجل الوسطى للذكر بأجنحة الأنثى فى حين تتحرر زوج أرجله الخلفية . وفى بعض ذكور حشرات رتبة غشائية الأجنحة مثل ***Ammophila*** يمسك الذكر الأنثى بواسطة الفكوك السفلية بالإضافة إلى الأرجل .

وفى بعض الحشرات قد تكون زوائد جسم الذكر متحورة لتسهيل القبض على الأنثى فمثلا تحمل زوج الأرجل الأمامية ممصات فى خنفساء *Dytiscus* وغيرها من الخنافس ، وفى ***Hoplomerus*** (رتبة غشائية الأجنحة) توجد أشواك بالفخذ الأوسط التى تتوافق بين عروق أجنحة الأنثى . وفى ***Osphya*** (رتبة غمدية الأجنحة) يتحور الفخذ الخلفى للقبض على البطن والأجنحة الغمدية للأنثى . وفى القليل من الحشرات كما فى رتبة **Collembola** تتحور قرون الاستشعار للإمساك بالأنثى .

لذكور رتبة الرعاشات وضع استثنائى فى طريقة الإمساك بالأنثى فيبدأ الذكر بالقبض على الأنثى ، من منطقة الصدر بواسطة زوج الأرجل الثانى والثالث ، أما الزوج الأمامى فيلمس العقلة القاعدية لقرن استشعارها . ثم يثنى الذكر بطنه إلى الأمام ويثبت زوج من المقابض بالحلقة البطنية العاشرة للأنثى ، وعند إتمام ذلك يطلق سراح أرجله وتطير الحشرتان معا « مترادفتان » . وتتركب المقابض من زوجين أحدهما علوى والآخر سفلى وفى تحت رتبة Anisoptera يلتف الزوج العلوى للمقابض حول عنق الأنثى فى حين أن الزوج السفلى يضغط على منطقة مقدم الرأس (شكل ٩ – ١٣) . فى معظم رعاشات تحت رتبة Zygoptera تمسك المقابض بفص ظهرى على منطقة الصدر الأمامى للأنثى . وفى بعض حشرات فصيلة Coenagriidae يبدو أنهما يلتصقان معا بواسطة إفراز لزج يفرز أثناء نقل المنى (كوربيت ,Corbet عام ١٩٦٢) .

نقل المنى *SPERM TRANSFER*

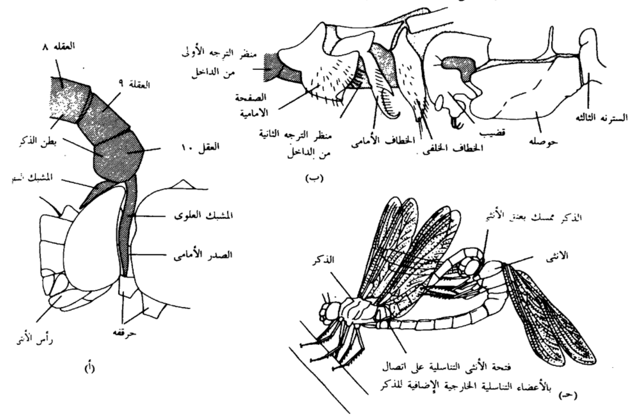
٩ – ٦ الاعضاء التناسلية الخارجيه فى الذكر

External reproductive organs of the male

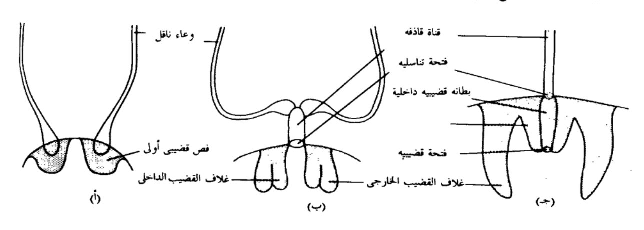
أعضاء التناسل الخارجية فى الذكر تعرف فى مجموعها بآله السفاد وتكون مرتبطة بالانثى أثناء التزواج لإدخال السائل المنوى فيها .

ويوجد تفاوت كبير فى تركيب وتسميه أعضاء التناسل الخارجية فى رتب الحشرات المختلفة (توكسن ,Tuxen) عام ١٩٥٦) . ولكن من الممكن تحديد أجزاء أساسية متشابهة (سنودجراس ,**Snodgrass** عام ١٩٥٧) . تنشأ أعضاء التناسل الخارجية من زوج من الفصوص القضيبية الأولية **Primary Phallic lobe** بالجزء الخلفى للسطح البطنى لإسترنه الحلقة التاسعة (شكل ٩ – ٣) ، وعموماً فهى تمثل براعم الأطراف والأعضاء ، وبالتالى فأعضاء التناسل الخارجية تتشابه فى المنشأ مع الأطراف ، ويعتقد (سنودجراس **Snodgraes**

عام ١٩٥٧) . أنها تمثل قضبان أثرية . تنقسم الفصوص القضيبية لتكون زوج داخلى أو الأجسام الوسطية mesomere وزوج خارجى يعرف بغلاف القضيب الخارجى parameres ويُطلق على الزوجين معا بالأجسام القضيبية phallomeres (شكل ٩ – ٤ – ب) .



شكل (٩ ــ ٣) : الجماع فى رتبة الرعاشات : (أ) وضع المشابك الذكرية حول عنق الأنثى فى جنس *Aeschna* عن تيليارد سنة ١٩١٧ Tillyarb (ب) أعضاء تناسلية إضافية فى ذكر من جنس *Onychogomphus* مع إزالة ترجه الجانب الأيسر ــ (عن شاو سنه ١٩٥٣ Chao) (جـ) ذكر وأنثى جنس *Aeshna* أثناء الجماع (عن لونجفيلد سنه ١٩٤٩ . Longfeld) .



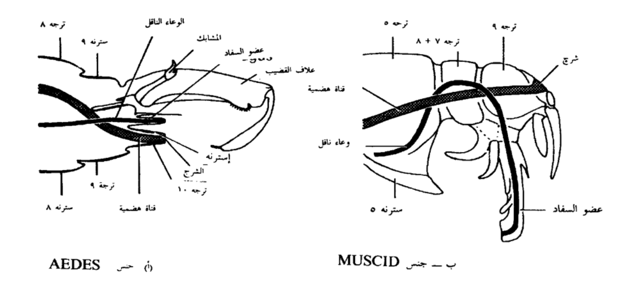
شكل (٩ ــ ٤) : شكل موضح منشأ ونمو أعضاء القضيب (عن سنودجراس سنه ١٩٥٧ Snodgnose) .

يتحد زوج الأجسام الوسطية ليكونا عضو السفاد الذى يمثل عضو الإيلاج ، ويُسمى الجدار الداخلى لعضو السفاد باسم بطانه قضيبية داخلية endophallus وتعتبر مكملة للقناة القاذفة . وتسمى فتحه القناة بطرف عضو السفاد بإسم الفتحة القضيبية phallotreme (شكل ٩ - ٤ جـ) . أما الفتحة التناسلية الحقيقية gonopore فتوجد فى مكان التحام القناة القاذفة مع البطانة القضيبية الداخلية وبالتالى توجد داخليا . ولكن فى كثير من الحشرات تنقلب قناة البطانة القضيبية الداخلية بحيث تتخذ الفتحة التناسلية وضع طرفى اثناء التزاوج . يتطور الزوج الخارجى لغلاف القضيب إلى زوج من المقابض ويتخذ أشكال عديدة ، وقدْ يرتكز مع عضوا لسفاد بالارتكاز على قاعدة واحدة تُسمى قاعدة قضيبية phallabase . وفى كثير من الحشرات تشترك هذه التراكيب الاساسية مع أعضاء ثانوية تنشأ من إسترنات الحلقات الثامنة والتاسعة والعاشرة . وقد أطلق (سنودجراس Snodgrass عام ١٩٥٧) . لفظ « الفالوس » phallus للتعبير عن زوج الزوائد التى تكوِّن غلاف القضيب الخارجى وعضو السفاد ولكن كثيراً ما يطلق هذا اللفظ على عضو السفاد فقط الذى يُسمى أيضا بالقضيب penis . وسوف يستعرض بعضا من التنويع فى تطور الفصوص القضيبية . ويعتبر (سنودجراس عامى Snodgrass ١٩٣٥ ، ١٩٥٧). المرجع العام الذى يوضح تركيب الأعضاء التناسلية الخارجية . ففى رتبة الذنب الشعرى تلتحم الفصوص القضيبية بدون إنقسام سابق لتكون القضيب . فى حين أنه فى رتبة ذباب مايو تظل منفصله وتكون قضيبين . فى رتبة مستقيمة الأجنحة ورتبة الصراصير وفرس النبى يوجد أيضا تحور عن النظام الأساسى حيث يُلاحَظْ أن الأجسام القضيبية لا تنقسم لتكون عضو سفاد وغلاف القضيب الخارجى .

وفى كثير من ذكور حشرات رتبة ثنائية الأجنحة تلتف الحلقة البطنية الطرفية بحيث يختلف وضع أعضاء التناسل . ففى فصيلة Culicidae وبعض الحشرات من فصائل Tipulidae, Psychodidae, Mycetophilidae وبعض حشرات تحت رتبة Brechycera تلتف الحلقة البطنية الثامنة وما يليها بزواية ١٨٠° بعد انطلاق الحشره الكاملة مباشر بحيث يقع عضو السفاد أعلى فتحة الشرج بدلاً من أسفلها وتلتف الامعاء الخلفيه فوق القناة التناسلية (شكل ٩ - ٥ ا) ، وهذا الإلتفاف قد يكون فى اتجاه أو عكس إتجاه عقرب الساعة . فى جنس ***Calliphora*** وكذلك فى معظم ***Schizophora*** تلتف الحلقة الطرفية ٣٦٠° بحيث تتخذ أعضاء التناسل الخارجية وضعها الأساسى ، ولكن يستدل على حركه الالتفاف بالوضع الغير متماثل للصفائح السابقه وبأن القناه القاذفة تكون منقلبه حول القناة الهضمية (شكل ٩ - ٥ ب) ، وهذا الالتفاف يتم فى طور العذراء ، وتختلف درجات الالتواء لحلقات البطن المختلفة فى مجاميع الحشرات . فى حشرات فصيلة Syrphidae فالالتفات الكامل ٣٦٠° يتم عن طريق حركة حلقتين ٩٠° ثم التفاف احداهما ١٨٠° ، لذلك يظهر عدم تماثل بوضوح فى الحلقات البطنيه السفليه ، وايضا قد يحدث التفاف مؤقت فقط للحلقات الحامله للأعضاء التناسليه وذلك اثناء عمليه الجماع كما فى بعض الحشرات التابعه لرتبة نصفيه الأجنحة الغير متجانسه .

ويظهر عدم تماثل جانبى لاعضاء التناسل فى رتبة الصراصير وفرس النبى رتبة Embioptera وفى بعض الحشرات التابعه لرتبتى حرشفية الأجنحة ونصفية الأجنحة الغير متجانسة .

وتختلف حشرات رتبة الرعاشات عن الحشرات الأخرى فى وجود أعضاء الإيلاج على الحلقات البطنية الثانية والثالثة ، أما الحلقة البطنية العاشرة فتحمل أعضاء تستعمل فى الإمساك بالأنثى ، والحلقة البطنيه التاسعة تحمل



شكل (٩ – ٥) : شكل يوضح إلتواء العقل البطنية الطرفية فى ذكر من رتبة ثنائية الأجنحة . (أ) من جنس *Aedes* حيث تلتف العقله البطنية التاسعة والعقل التى تليها ١٨٠° (ب) من جنس *muscid* حيث تلتف العقل البطنية الطرفية بمقدار ٣٦٠° كما هو موضح بالتواء الوعاء الناقل فوق القناة الهضمية (عن سيجى سنه ١٩١٥ Seguy) .

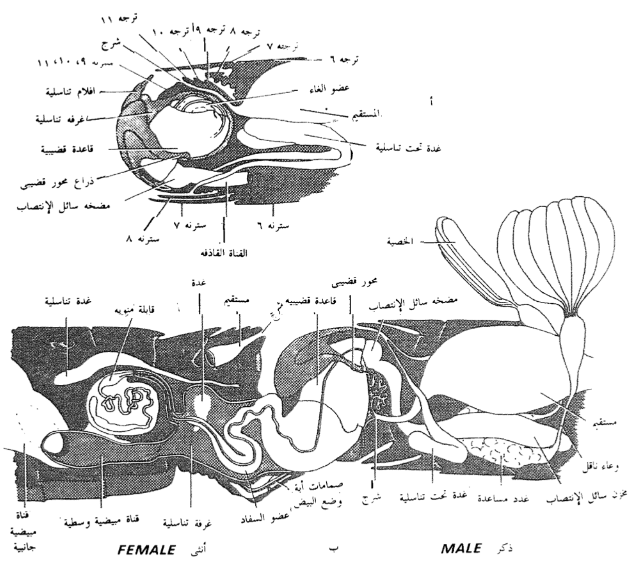
أعضاء تناسلية فى صورة اثرية . وعلى الجهه البطنيه للحلقة الثانية يوجد انخفاض يمثل نقرة تناسلية **genital fossa** تفتح من الخلف فى حوصلة تنشأ من الطرف الأمامى للحلقة البطنية الثالثة . وفى تحت رتبة **Anisoptera** تتصل الحوصله بقضيب يتركب من ثلاث حلقات ، وكذلك توجد عده فصوص جانبيه تقوم بتوجيه والإمساك بنهاية بطن الأنثى اثناء عملية التلقيح ويطلق على هذا التركيب بالاعضاء التناسليه المساعده (شكل ٩ – ٣ ب) . ينتقل المنى إلى الحوصلة من طرف القناة التناسلية عن طريق ثنى البطن إلى الأمام . وقد يحدث هذا قبل أن يقبض الذكر على الأنثى كما فى جنس ***Libellula*** أو بعد أن يمسكها ولكن قبل الجماع كما فى جنس ***Aeschna*** . وقد نوقشت منشأ الأعضاء التناسلية المساعدة بواسطة (الباحث كوربيت Corbet عام ١٩٦٢) .

٩ – ٧ الجماع Copulation

الجماع هو التقاء الأعضاء التناسلية الذكرية والأنثوية لتكوين ارتباط وثيق بين الحشرتين . واثناء ذلك ينقل الذكر المنى من خلال عضو سفاده إلى داخل الأنثى ليتم تلقيح الأخيرة . الأنثى .

تختلف طريقه الجماع باختلاف انواع الحشرات وذلك تبعا لتركيب أعضاء التناسل وفيما يلى شرح لبعض الحالات :

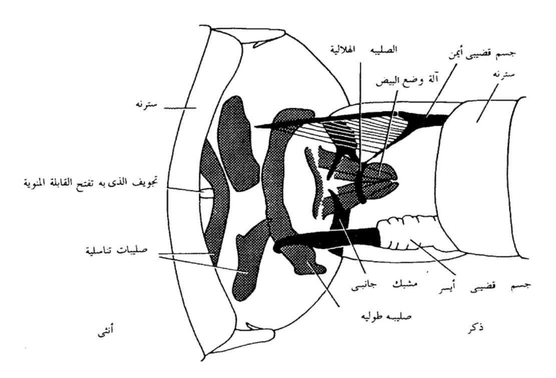
فى فصيلة **Acrididae** يلتف طرف نهاية بطن الذكر أسفل الأنثى وتقبض حواف القضيب **epiphallus** على جانبى الصفيحه التناسلية للأنثى ويضغط عليها لأسفل بالتجويف الشرجى للذكر يمسك الذكر بطن الأنثى بواسطة القرون الشرجية ويولج القضيب بين الصفائح البطنية لآلة وضع البيض .



شكل (٩ — ٦) : رسم تخطيطى لكبسولة تناسلية فى ذكر من جنس *Oncopettus* مع سحب آلة السفاد (ب) رسم تخطيطى فى الأطراف الخلفية فى ذكر وانثى oncopeltus أثناء الجماع لاحظ : انقلاب الكبسولة التناسلية الذكرية وولوج عضو السفاد فى القابلة المنوية .

(عن نبهاج وويك عام ١٩٥٣ Bonhag and Wick) .

ويصعد ذكر *Oncopeltus* فوق الأنثى وبواسطة حركات عضلية تلف الكبسوله التناسلية ١٨٠° ويمسك غلاف القضيب بصفائح آله وضع البيض . بعد دخول القضيب تلتف الحشرتان لتتخذ وضع نهاية البطن فى نهاية البطن ، ويرتبطان معا أساسا بواسطة القضيب (شكل ٩ – ٦) ، نفس هذا الوضع يتخذ بواسطه ***Blatella*** (رتبة الصراصير وفرس النبى) ولكن تبدأ بصعود الأنثى فوق ظهر الذكر الذى بالتالى يعلق خطاف الجسم القضيبى الأيسر على صليبة توجد أمام آله وضع البيض . وعند ألتفاف الحشرتين لأخذ وضع نهاية البطن فى إتجاه نهاية البطن يقبض الذكر على آله وضع البيض للأنثى بواسطة زوج من الخطاطيف التى تقع على حانبى فتحه الشرج وكذلك بصليبه صغيرة هلالية الشكل (شكل ٩ – ٧) .



(شكل ٩ ـ ٧) منظر بطنى للعقل البطنية الطرفية فى ذكر وأنثى *Bletella* مبيناً امساك الذكر للأنثى بواسطة اعضاءه التناسلية الخارجية . تمثل الحشرات وضع نهاية البطن لنهاية البطن ويلاحظ إزالة الصفيحة تحت التناسلية والبطانه القضيبيه الداخلية فى الذكر .

فى الرسم تم تظليل صليبات جسم الأنثى وتتخذ صليبات جسم الذكر اللون الأسود . (عن خليفة سنه ١٩٥٠ أ) .

وفى حشرات رتبة الرعاشات يتطلب لاتمام الجماع ثنى بطن الذكر بحيث تلامس أعضاءه التناسلية رأس الأنثى ، ثم تحرك الأنثى بطنها إلى الأمام لكى تلامس الأعضاء التناسلية المساعدة للذكر . وفى بعض الأجناس مثل ***Crocothemis*** تتم عملية الجماع ونقل المنى اثناء الطيران ولا تستغرق هذه العملية اكثر من ٢٠ ثانية ، وفى أجناس اخرى تستغرق عمليه الجماع ونقل المنى بضعة دقائق أو قد تستمر إلى ساعة أو أكثر (كوربيت Corbett, عام ١٩٦٢) .

وتختلف الفتره التى تستغرقها مرحلة الجماع باختلاف الحشرات ؛ففى أنواع عديدة من البعوض قد تستمر إلى خمس ساعات ومن ٨ – ١٠ ساعات فى جنس ***Locusta*** وإلى ٦٠ ساعة فى جنس ***Anacridium*** (رتبة مستقيمة الأجنحة) . ويستغرق نقل المنى فترة أقل بكثير ؛ فمثلا فى ***Locusta*** يصل المنى إلى القابله المنوية فى حدود ساعتين من بدء الجماع أما فى ***Hataerina*** (رتبة الرعاشات) يُنقل المنى فى حدود ٥ر٧ ثانية وتستغرق فترة الجماع ٣ دقائق .

٩ – ٨ نقل المنى Insemination

فى الحشرات تعتبر عملية نقل الحيوانات المنوية من الذكر إلى الأنثى عملية منفصلة تماما عن عمليه إخصاب البيض ، حتى أنه احيانا لا يتم الإخصاب إلا بعد عدة شهور من حدوث التلقيح . خلال تلك الفترة تخزن

الحيوانات المنوية فى القابلة المنوية بالأنثى وقد يتم نقل الحيوانات المنوية بداخل المستودع المنوى الذى ينتجه الذكر أو تنقل مباشرة إلى القابلة المنوية .

٩ - ٨ - ١ المستودع المنوى

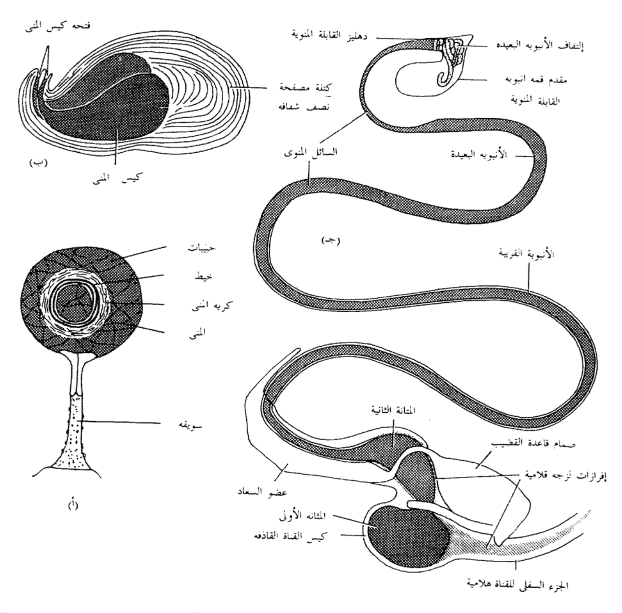
فى الحشرات تكون الطريقة البدائية لنقل المنى بانتاج الذكر لمستودع منوى ؛ وهو عبارة من كيس يغلف الحيوانات المنوية . المستودعات المنوية تنتجها ذكور رتب الحشرات التالية : الحشرات عديمة الأجنحة ، رتبة مستقيمة الأجنحة ، رتبة الصراصير وفرس النبى ، بعض حشرات رتبة نصفيه الأجنحة ، رتبة شبكية الأجنحة بعض حشرات رتبة Trichoptera ، رتبة حرشفية الأجنحة ، بعض حشرات غشائية الأجنحة وغمدية الأجنحة والقليل من حشرات ثنائية الأجنحة من تحت رتبة Nematocera (دافى Davey عام ١٩٦٥ - أ ؛ دافيز Davies عام ١٩٦٥ ؛ نلسن Nielson عام ١٩٥٩) .

تركيب المستودع المنوى وطريقة انتقاله : فى رتبة الكولمبولا يلقى الذكر المستودع المنوى على الأرض مستقلا عن الأنثى ، أحيانا تلقى المستودعات المنوية فى مكان تجمع حشرات الكولمبولا بحيث تزيد فرصة إلتقائه بواسطه إحدى الإناث والتى بالتالى تقوم بإدخاله فى فتحتها التناسلية . وفى حالات أخرى يمسك الذكر الأنثى من قرن استشعارها ويوجهها إلى مكان المستودع المنوى .

وفى *Compodea* يتم انتاج المستودعات المنوية فى غياب الأنثى . وكما فى حالة الكولمبولا يتركب هذا المستودع من كره مقياس قطرها ٥٠ - ٧٠ ميكرون تركز على سويقه طولها ٥٠ - ١٠٠ ميكرون (شكل ٩ - ٨ - أ) . وجدار الكره رقيق ويوجد بداخله سائل حبيبى تسبح فيه من واحد إلى أربع حزم منوية . وتستطيع الحيوانات المنوية أن تبقى حيه لمده يومين بداخل المستودع المنوى . ويستطيع الذكر أن يكوّن ٢٠٠ مستودعاً اسبوعيا ، والكثير منها يلتهم إما بواسطته أو بواسطة غيره من الحشرات (باريث Bareth عام ١٩٦٤) .

وتلقى ذكور حشرات السمك الفضى من جنس *Lepisma* المستودعات المنويه على الأرض ولكن فى وجود الأنثى . وبواسطة حركات بطن الذكر على الجانبين يفرز خيوطا حريرية حول الأنثى مقيداً بها حركتها وتتوجه لإلتقاط المستودع الذى بالتالى تضعه فى فتحتها التناسلية . فى جنس *Machilis* يرسب الذكر قطرات المنى على خيط ثم يلوى جسمه حول الأنثى وبواسطة قرنى الاستشعار والقرون الشرجيه يوجه الفتحة التناسلية للأنثى إلى المكان الذى تستطيع فيه أن تلتقط قطرات المنى .

فى مجموعة الحشرات المجنحة . Pterygota (الحشرات المجنحه) ، يتم نقل المستودع المنوى بواسطة الذكر مباشره إلى داخل جسم الأنثى ، وأساسا يتركب المستودع من كبسولة جيلاتينيه تتكون من افرازات الغدد التناسلية المساعدة الذكريه . قد يظهر بالكبسولة طبقتان أو أكثر تغلف كيس أو كيسين يحتويان على المنى . وفى الحشرات التابعه لفصيلة Gryllidae ورتبة Trichoptera يوجد كيس منوى واحد ، أما فى Tettigonidae و *Sialis* فيوجد كيسان منويان داخل الكبسولة الواحده . الكتلة الجيلاتينيه الخارجية تمتد فى صوره عنق والأكياس المنوية قد تفتح بها (شكل ٩ - ٨ - ب) أو قد تغلف كليا بداخل الكبسولة . والتركيب الكلى لا يزيد طوله عن ٢ مم .



شكل (٩ ـ ٨) : المستودع المنوى فى جنس *Campodea* (عن باريث *Bletella* (عن خليفة سنة ١٩٥٠ ب) . (جـ) جنس *Locusta* عن جريجورى سنه ١٩٦٥ Gregory .

فى حشرات Tettigoniids, Gryllids, Phasmids عنق المستودع المنوى فقط يخترق القنوات التناسلية للأنثى أما جسم المستودع فيبقى معلقا خارج الجسم وقد يلتهم بواسطة الأنثى أو بحشرات أخرى . فى رتبة الصراصير وفرس النبى يحتمى جسم المستودع المعلق خارج الجسم بواسطة كبر حجم الصفيحه التحت تناسلية للأنثى .

يتحور المستودع المنوى فى حشرات فصليه Acrididae إلى تركيب أنبوبى ولكن أصلا هو عباره عن امتداد مؤقت لعضو الإيلاج (شكل ٩ – ٨ حـ) ويتركب من مثانتين قاعديتين فى القناة القاذفة وأكياس المنى للذكر

مؤديا إلى انبوية التى تتميز إلى جزء قريب وآخر بعيد وتمتد فى الجزء المتفخ للقابلة المنوية . فى ***Locusta*** يصل طول التركيب الكلى ٣٥ – ٤٥ مم فى حين أن قطر الأنبوية ٣ر. مم فقط .

معظم الحشرات الأخرى يحدث بها إخصاب داخلى حيث يتم نقل المستودع المنوى مباشرة إلى الجراب التناسلى بالأنثى كما فى رتبتى Lepidoptera و Trichoptera . ويقترح أنه فى مثل هذه الحالات يقوم المستودع بوظيفة سداده مانعه لفقد المنى من الأنثى أثناء الإنتقال من الجراب التناسلى إلى القابله المنويه (دافى ,Davey عام ١٩٦٥) .

وقد يكون المستودع المنوى مبسط التركيب كما فى بقة ***Rhodnius*** حيث يتركب من كتلة كمثرية الشكل من ماده مخاطيه بروتينيه وبها شق قمى ، وتحفظ الحيوانات المنوية فى صورة حرة حيث لا يوجد بها كيس منى .

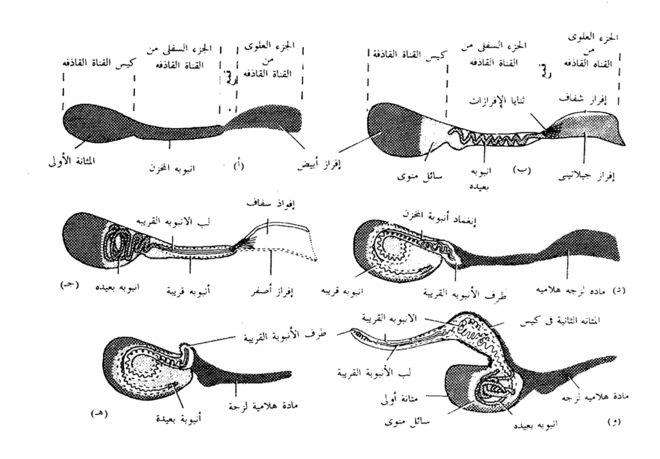
فى بعض الحشرات تتكون سدادة تلقيحية mating plug وهى عبارة عن تركيب مختلف عن المستودع المنوى (هنتون ,Hinton) عام ١٩٦٤ – أ) . ففى البعوض التابع لأجناس ***Psorophora, Aedes, Anopheles*** ، تنتج الغدد التناسلية المساعدة للذكر سدادة تستقر فى الغرفة التناسلية للأنثى . وفى ***Psorophora*** تذوب هذه السداده خلال ٢٤ ساعة من التلقيح . وتتكون تراكيب مشابهة فى بعض حشرات حرشفيه الأجنحة كما فى ***Amaurius*** و ***Acraea*** وتسمى بالحواجز المنوية Spermatophragma أو Sphragis ووجودها يمنع الأنثى من الجماع ثانيا . فى نحل العسل تسد الفتحة التناسليه للأنثى بواسطه سداده من ماده مخاطيه وايضا ببعض أجزاء من الأعضاء التناسليه للذكر التى تنفصل منه عند الجماع .

إنتاج المستودعات المنويه : فى ذكور النطاطات وصراصير الغيط يتم تكوين المستودع المنوى قبل اقتراب الذكر من الأنثى بل أنه فى هذه الحشرات لايبدأ الذكر فى إغراء الأنثى إلا إذا كان حاملا لمستودع منوى . وفى حشرات أخرى يتم تكوين المستودع المنوى أثناء عمليه التزاوج من إفرازات الغدد التناسلية الذكرية المساعدة . فى ***Rhodnius*** تتحول هذه الإفرازات إلى صورة الجيلاتينيه نتيجه تغير حاد فى تركيز الأس الايدروجينى (p H) من ٧ بالغدد التناسليه إلى ٥ر٥ أثناء تشكيلة . ويتم تشكيل كيس المستودع بواسطة البطانه القضيبية الداخلية بالإشتراك مع جزء من عضو السفاد .

فى صراصير ***Blatella*** يتم تكوين المستودع التناسلى فى جيب بالقناة القاذفة وذلك من مجموع ثلاثة إفرازات آتية من غدد مختلفة . يبدأ بافراز لبنى يحيط من الخارج بطبقتين آخرتين ثم تقوم الحويصليتان المنويتان بافراز المنى بالطبقة الوسطى وبالتالى يتكون كيسى منى منفصلان عن بعضهما (خليفة ,Khalifa عام ١٩٥٠ – ب) .

فى رتبتى Lepidoptera و Trichoptera يتم تكوين المستودع بداخل جسم الأنثى ، فمثلا فى ***Galleria*** (رتبة حرشفيه الأجنحة) يمتد عضو السفاد بداخل قناة الجراب التناسلى وبالتالى تفرز الإفرازات الآتية من الذكر مباشرة فى الجراب التناسلى بالأنثى . وتتصلب هذه اللإفرازت يليها إفراز أبيض اللون يُكون كتلة بداخل الجراب وفى عنق القابله المنويه ، وهذا الجزء يتشكل بواسطة القضيب ، ويتم حقن السائل المنوى فى الفراغ الموجود بمنتصف الكتلة ثم يسحب القضيب (خليفة ,Khalifa عام ١٩٥٠ – أ) .

فى *Locusta* يتم تكوين المستودع المنوى أساسا بالذكر ولو أنه قد يتم تشكيل الجزء الأنبوبى منه بالقنوات التناسليه بالأنثى . يبدأ إنتاج المستودع بعد دقيقتين من بدء التزاوج وذلك عن طريق انتقال بعض الإفرازات من الغدد التناسليه المساعده الذكريه إلى القناة القاذفة . وتتجمع هذه الإفرازات وتدفع بالقناه القاذفه ومنها إلى القمع ، وأثناء ذلك تتشكل هذه الإفرازات فى شكل إسطوانه . يلى ذلك افراز ماده شبه سائله بيضاء اللون فى لب الإسطوانة وتتحول أثناء ذلك إلى الشكل الأنبوبى . ثم ينتفخ هذا الجزء فى كيس القناة القاذفة مكونا مثانة أولى (شكل ٩ – ٩ – ١) ، فى حين أن الجزء المتبقى بالقناة القاذفة الذى يعرف حينئذ بمخزن الأنبوبة يتحول إلى مثانه ثانية . فى هذه المرحله يمر السائل المنوى إلى المستودع المنوى المتكون ثم تفرز مادة منفصلة على هيئة اسطوانة وتدفع بداخل المثانة وربما تأخذ شكلا ملتفاً (شكل ٩ – ٩ ب) ، ومن هذا الجزء ستتكون الانبوبة البعيدة ثم مجموعة افرازات تاليه تكون الأنبوبة القريبة (شكل ٩ – ٩ جـ) . وبدخول الجزء الأخير من الأنبوبه القريبة داخل المثانة يسحب معها جدار مخزن الأنبوبة بحيث يصبح منغمداً ، وأخيرا تدفع الأنبوبة ككل فيما عدا طرفها بداخل المثانة نتيجة إفرازات مواد لزجة هلامية (شكل ٩ – ٩ د) .



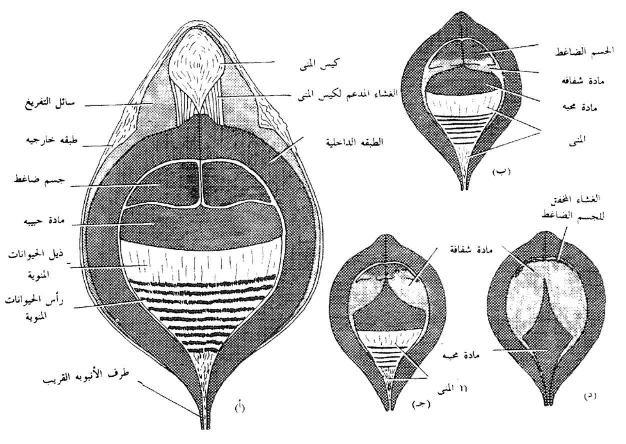
شكل (٩ – ٩) : مداخل تكوين المستودع المنوى فى جنس *Locusta* مناطق القنوات الذكرية التى تشترك فى هذه العملية موضحة أعلى الرسم (أنظر شكل ٩ – ٨) . عن جريجورى عام ١٩٦٥) .

وفى هذا الوقت يبدأ كيس القناة القاذفة فى الانقباض وبالتالى يضغط على أنبوبة المستودع المنوى للخروج من المثانه ، فى حين يدفع ضغط المادة اللزجة الهلامية بالقناة القاذفة طرف المستودع المنوى للخلف من خلال الفتحة التناسليه التى تكون مفتوحة حينئذ ، ومنها إلى عضو السفاد بداخل القابله المنويه للأنثى (شكل ٩ - ٩ هـ ، و) . تتعلق هذه العملية بانقلاب الأنبوبة وآخيرا يتم إنقلاب المثانة الثانية التى تشكل فى صورة كيس منى .

نقل المنى إلى القابله المنويه : بعد نقل المستودع المنوى إلى الأنثى تهاجر الحيوانات المنوية مباشرة إلى القابلة المنويه وتخزن بها . وأحيانا قد يتسرب بعض منها من ثقب بكيس المنى ، ولكن فى حالات آخرى حيث يطوق المستودع المنوى كليا على أكياس المنى يتم خروج الحيوانات المنوية نتيجه تمزيق أو إنفجار المستودع المنوى .

فى رتبه حرشفية الأجنحة وفى جنس *Sialis* يبطن الجدار الداخلى للجراب التناسلى أشواك وصفيحة مسننة تسمى بالمعالم المسننه Signum dentatum وتتصل هذه بألياف عضليه . ويحدث تمزيق تدريجى للمستودع المنوى نتيجه حركه الأسنان والأشواك مؤديا إلى حدوث فتحات به .

وفى *Rhodnius* يبدأ وصول الحيوانات المنوية إلى القابلة المنوية فى حدود ١٠ دقائق من انتهاء الجماع ، أما فى *Acheta* فيستغرق هذا حوالى ساعة ، وفى *Zygaena* (رتبة حرشفيه الأجنحة) تصل بعد ١٢ - ١٨ ساعة .



شكل (٩ - ١٠) : (أ) قطاع أفقى فى أمبوله المستودع المنوى فى جنس *Acheta* (ب، جـ د) مراحل تفريغ المستودع المنوى . مع ملاحظة عدم إظهار الطبقة الخارجية وسائل التفريغ . (عن خليفة سنه ١٩٤٩) .

ولو أن هناك بعض الأدلة التى تشير إلى أن حركة الحيوانات المنوية إلى القابلة المنوية تكون موجبة التوجية وذلك بواسطة تنبيه كيماوى أو نتيجه تدفق سائل من القابلة المنويه ، إلا أن معظم الأدلة تشير إلى أن حركه الحيوانات المنوية سالبة التوجيه . فى **Acheta** تحجز الحيوانات المنويه بجسم المستودع المنوى الذى يبقى خارج الأنثى ويتخصص المستودع فى دفع الحيوانات المنوية إلى القنوات التناسلية للأنثى ، ويوجد مخزن خارجى به سائل ذو ضغط اسموزى منخفض ، ويسمى بالسائل المفرغ ، يليه طبقة خارجية تسمى بالجسم الضاغط ، مكونة من مادة بروتينيه تمتاز بأنها شبه نفاذة وذات ضغط اسموزى عالى (شكل ٩ - ١٠ أ) . عند إيداع المستودع ينتقل السائل المفرغ إلى جسم الضاغط نتيجه إختلاف تركيز الضغط الاسموزى مؤديا إلى انتفاخ الجسم الضاغط وخروج ماده شفافة منه تدفع الحيوانات المنوية من الأمبولة إلى المستودع المنوى ومنها إلى القابلة المنوية (شكل ٩ - ١٠ ب ، د) وأيضا فى **Locusta** تحفظ الحيوانات المنوية بالمثانه الأولى للمستودع المنوى وذلك خارج جسم الأنثى ومنها يتم ضخ المنى عن طريق انقباضات كيس القناة القاذفة ويبدأ وصول المنى إلى القابلة المنوية فى حوالى ٩٠ دقيقة من بداية الجماع .

فى حشرات عديدة يتم إيداع المستودع المنوى فى الجراب التناسلى للأنثى ويتم انتقال الحيوانات المنوية إلى القابلة المنويه عن طريق إنقباضات القنوات التناسلية للأنثى . وفى **Rhodnius** يحقن سائل معتمْ من الغدد التناسليه المساعده الذكريه مع المستودع المنوى فى الجراب التناسلى للأنثى ويحث هذا السائل على حدوث انقباضات منتظمة بقناة المبيض ويتم ذلك غالبا عن طريق إتصالات عصبية من الجراب التناسلى إلى عضلات قناة المبيض . وهذه الإنقباضات تؤدى إلى تقصير قناة المبيض ويعتقد أنها تسبب حدوث حركات تأكليه عند منشأ اتصال قناة المبيض بالجراب أو بداخل الجراب بحيث يجذب الحيوانات المنويه إلى قناة المبيض ، وتستمر هذه العملية إلى أن تنتقل الحيوانات المنويه إلى قناة المبيض فى طريقها إلى القابلة المنوية عند التزاوج (داڤىء Davey,) عام ١٩٦٥ .

مصير المستودع المنوى : فى بعض الإناث يطرد المستودع بعد فترة من الجماع ، فمثلا فى حشرات *Blatella* و *Rhodnius* يتم قذف المستودع بعد مرور ١٨ و ١٢ ساعه على التوالى من التزاوج . أما إناث *Sialis* فتسحب المستودع للخارج وتتغذى عليه ويحدث هذا أيضا فى رتبه الصراصير وفرس النبى .

وفى هذه الحالة يوجد سلوك بعد الجماع يهدف إلى انشغال الإنثى لفترة ما لضمان انتقال المنى من المستودع قبل أن تبدأ الأنثى فى التغذيه عليه .

وفى حشرات آخرى يذوب المستودع المنوى بواسطه انزيمات هاضمه للبروتين كما فى رتب Lepidoptera و Trichoptera بحيث يبقى فقط كيس المنى وذلك بعد ٢ - ٣ أيام من الجماع . وفى جنس *Galleria* يتم هضم المستودع فيما عدا منطقة العنق فى مدة ١٠ أيام . وفى جنس *Locusta* ينكسر المستودع المنوى عندما ينفصل الجنسان عقب انتهاء الجماع ويتم الكسر فى مكان الأنبوبة المثبتة بقناة القابلة المنوية أو فى مكان منشأ الأنبوبة من المثانه فى الذكر . والجزء المتبقى بالذكر يطرد بعد حوالى ساعتين بواسطه إنقباضات عضو التلقيح . أما فى الأنثى فتختفى الأنبوبة البعيدة بعد حوالى يوم واحد ويحدث ذلك غالبا نتيجة تحللها ، أما الأنبوبة القريبة فتتحلل ببطء وبالتالى تبقى لعدة أيام إلى أن تقذف غالبا نتيجة إنقباضات بقناة القابلة المنوية .

٩ – ٨ – ٢ نقل المباشر للمنى

فى العديد من الحشرات يستغنى عن تكوين المستودع المنوى وينقل المنى مباشرة إلى قنوات الأنثى ، وأحيانا إلى القابلة المنويه وذلك بواسطه القضيب الذى قد يكون طويلا أو سوطى الشكل .

ويحدث النقل المباشر للمنى فى بعض الحشرات التابعه الرتب الآتية : Heteroptera, Mecoptera, Trichoptera, Hymenoptera, Coleoptera, Diptera.

فى البعوض من جنس *Aedes* يتم النقل المباشر للمنى أثناء الجماع حيث تقوم الصفيحة الشرجية الخارجية بتوسيع الفتحة التناسليه للأنثى ، ويخترق القضيب بداية الفتحة التناسلية للأنثى فقط حيث يتعذر عليه الدخول أعمق من ذلك لوجود أشواك ترتبط مع صمام القابلة المنوية ، ويمر تيار من سائل مفرز من الغدد التناسلية المساعدة الذكريه بطول القناة القاذفة ومنه إلى الأنثى ، ويقذف المنى فى هذا التيار نتيجة انقباضات بالحويصلات المنويه وبالتالى يتم إيداع كتله من المنى بداخل الفتحة التناسليه للأنثى ، ومن هذا المكان ينتقل المنى إلى القابله المنويه (سبيلمان Spielman عام ١٩٦٤) .

ولدى ذكور جنس *Oncopeltus* قضيب طويل يصل إلى القابلة المنوية وينقل إليها المنى مباشرة (شكل ٩ – ٦ ب) . ولإنتصاب القضيب فى هذه الحشرة ميكانيكية مميزة تتعلق بارسال سائل الانتصاب إلى عضو السفاد من مخزن بالقناة القاذفة ويتم دفع السائل نتيجه ضغط عضلات الجسم على المخزن ويستمر هذا الضغط طوال فترة الجماع . ومن طرف القناة القاذفة يدفع السائل بداخل الحوصله ويدفع بعضو السفاد (بونهاج ، ويك Bonhag and Wick, عام ١٩٥٣) .

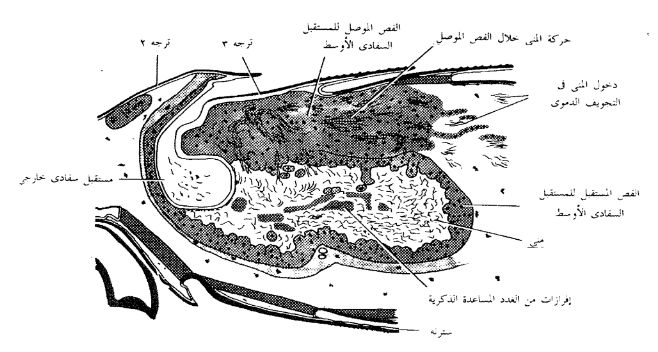
فى حشرات رتبتى غمديه وغشائيه الأجنحة التى تتميز ذكورها بالقضيب الطويل يحدث إنتصاب القضيب نتيجه زيادة ضغط الدم بسبب الانقباض المفاجىء لعضلات جدار الجسم .

٩ – ٨ – ٣ نقل المنى إلى تجويف الجسم

فى بعض الحشرات التابعه لفوق فصيلة Cimicoidea يتم حقن المنى فى تجويف الجسم بدلا من إيداعه فى الجهاز التناسلى للأنثى ، ويسمى هذا بالتلقيح الجرحى haemocoelic insemination ، وتوجد عدة طرق يتم بها نقل المنى بهذه الوسيله .

فى *Alloerohynchus flavipes* يدخل القضيب الفتحة التناسليه للأنثى ويخترق جدار المهبل بواسطة شوكة موجودة بقمته ، وبالتالى يقذف المنى إلى الهيموليمف . وينتشر المنى أسفل جدار الجسم وأخيرا يتجمع بالغشاء البريتونى المحيط بالأنابيب المبيضية .

وغالبا توجه هذه التنقلات تنبيهات كيماويه تجعل الحيوانات المنويه فى وضع يقابل الحوصله البيضيه القاعديه ثم يخترق النسيج الحويصلى ومنه إلى البيضه عبر النقير .



شكل (٩ ــ ١١) : قطاع طولى فى المستقبل السفادى الخارجى والأوسط فى *Xylocoris galactinus* بعد ساعة من الجماع (عن كرايون سه Corayon أ ١٩٥٣) .

وفى جنس ***Primicimex*** يخترق المقبض الأيسر للذكر الجهه الظهريه لبطن الأنثى عند الجماع ، ويتم ذلك عادة بين الترجة الرابعة والخامسة أو بين الترجة الخامسة والسادسة ، وهذا المقبض يغلف القضيب ، ويتم حقن المنى بالهيمولمف ثم يتجمع المنى فى غرف القلب وينتشر إلى جميع أجزاء الجسم بواسطة الهميولمف . ويلتهم كثير من المنى بواسطه خلايا الدم ولكن أعداد أخرى منه تخزن فى جرابين كبيرين بقاعدة الأنابيب المبيضيه . أما الثقوب التى حدثت بواسطة المقبض بجدار الجسم فتسند بواسطة جليد مدبوغ .

وفى أجناس أخرى ، لا يتم قذف المنى بالسائل الدموى مباشره وإنما يستقبل المنى جيب جليدى أو مستقبل سفادى أوسط يسمى **mesospermalege** بعضو ريباجا أو عضو برليز **Ribaga or Berlese organ** ، وغالبا يكون منشأه خلايا الدم . وفى أجناس آخرى يوجد جيب جليدى يسمى بالمستقبل السفادى الخارجى **ectospermalege** وظيفته إستقبال مقبض القضيب . وقد يوجد واحد أو اثنان من المستقبلات السفادية وتختلف أماكنهم ولكن فى جنس ***Afrocimex*** يوجد فى الغشاء الموجود بين العقلة الثالثة والرابعة وبين العقلة الرابعه والخامسه على الجهه اليسرى للجسم .

أما ***Xylocoris galactunus*** فلديها مستقبل سفادى أوسط لإستقبال المنى ويوجد مباشرة اسفل المستقبل السفادى الخارجى (شكل ٩ – ١١) ، ويتكون من خلايا ذات تجاويف التى ترتب حول فجوة وسطية بداخلها يحقن المنى . وينتقل منها لاسفل فى لب الخلايا مكوناً فص موصل إلى التجويف الدموى ، وأخيراً تصل إلى المستقبلة المنويه التى توجد بقاعدة الأنابيب المبيضية الجانبيه حيث يجمع بها .

فى جنس ***Cimex*** تستغرق هجرة المنى ١٢ ساعه من بعد تناول الأنثى لوجبة الدم ويحمل المنى فى مجاميع إلى

المبيض عن طريق مسافات بين خلوية لخلايا موجهة خاصة . وبقاعدة كل انبوبة مبيضية يتجمع المنى فى جسم منوى Corpus seminalis ينشأ من الخلايا الحويصليه (دافيز ,Davis عام ١٩٦٤) .

فى جنسى *Orius* و *Anthocoris* لا يتم إختراق لجدار الجسم حيث أن هناك أنبوبة جماع تفتح فى الجهة اليسرى من الجسم بين إسترنات العقلة السابعة والثامنة وتصل إلى كيس وسطى يتجمع فيه المنى . ومن هنا يُكون المستقبل السفادى الأوسط نسيجا موصلا بواسطته يمر المنى إلى القنوات المبيضية ، وبالتالى لا يوجد المنى فى صورة حرة بداخل سائل الهيمولمف .

فى جميع الحالات السابقة الذكر يتم هضم بعض المنى بالمستقبل السفادى الأوسط بواسطة خلايا الدم أو بالخلايا الملتهمة . ويعتقد بأن المنى المهضوم ذات قيمه غذائية وربما أن نقل المنى بالتجويف الدموى وهضم المنى فيه يسهل إطالة حياه الحشرة فى حاله غياب الغذاء (هنتون Hinton عام ١٩٦٤ - أ) .

٩ - ٩ سلوك بعد الجماع

Post — copulatory behaviour

يختلف سلوك الحشرات بعد الإنتهاء من الجماع تماما عن سلوكها قبله . ففى جنس *Oecanthus* (رتبة مستقيمة الأجنحة) وبعض الصراصير تستمر الأنثى لفترة فى التغذية على غدة الصدر الخلفى الظهرية **metanotal** للذكر عقب الجماع . وهذا السلوك يمنع تغذيتها على المستودع المنوى لفترة . وقد تلتهم إناث فرس النبى الذكر وتتغذى عليه ، ومن المعروف أيضا أن إناث *Carabus auratus* تتغذى على الذكر بعد الجماع . وتبدأ الحشرات التابعه لرتبة الرعاشات فى وضع البيض مباشرة بعد الجماع . وفى تحت رتبة Zygoptera وبعض الحشرات التابعه Libellulidae يستمر ترادف الزوجين أثناء ذلك وفى حالات أخرى يحلق الذكر فوق الأنثى طارداً لأى حشرات دخيلة ، فمثلا فى *Hetearina* حيث تغوص الأنثى لوضع البيض يظل الذكر حذراً لمده ٣٠ دقيقة أو اكثر .

وقد تقوم ذكور الحشرات بالجماع عدة مرات متتالية . فتحت ظروف التجربه قام ذكر *Mormoniella* بالجماع ١٥٤ مرة فى مده ٤٫٥ ساعات وذكر *Aedes* ٣٠ مره فى ٣٠ دقيقة . ولكن غالبا تحت الظروف الحقليه لا يحدث الجماع المتتالى الا فى حالات نادرة .

وفى حالة سرعة توالى عمليات التزاوج فإنه فى كثير منها لا يحدث نقل للمنى حيث أن مخزن المنى محدود . فى ذكور *Aedes* يحدث الجماع نحو ٧ مرات ، فى أربعة منها فقط يحدث قذف للمنى ولكن فى الأيام التاليه نتيجة لإنتاج حيوانات منويه حديثة يحدث نقل للمنى عند الجماع (جونيس ، ويلر ,Jones & Wheeler عام ١٩٦٥) . فى أجناس الحشرات التى تنتج مستودع منوى فإن توافر المواد التى ينتج منها هذا المستودع قد يكون عامل مقيد ؛ فمثلا فى ذكور *Galleria* إذا حدث جماع فى حدود ٣ ساعات من جماع سابق فإن المستودع المنوى المتكون فى هذه الحالة يكون صغير الحجم وغالبا يكون خالياً من المنى . أما المستودع الكامل فإنه ينتج بعد ١٢ ساعة من التلقيح السابق (خليفة ,Khalifa عام ١٩٥٠ - أ) .

وتلقح إناث عدد قليل من الأجناس ، مثال *Callitroga* (رتبة ثنائية الأجنحة) مرة واحدة فقط فى حياتها ولكن معظم الإناث يتكرر عدد مرات تلقيحها ، ولو أنها تكون غير مستجيبة لفترة ما بعد الجماع . فإنثى *Gomphocerus* تهاجم الذكور المتقربه إليها خلال تلك الفترة . وهذا التثبيط للسلوك الجنسى يكون نتيجة تنبيه عصبى مستقبل من القابلة المنوية الحاملة لمستودع منوى (لوهر ، هوبر loher & Huber, عام ١٩٦٦) . بعد مرور ساعات قليلة تلقح أنثى *Locusta* ثانيا ولكن على مدى الثلاثة أيام التاليه للجماع الأول لا يحدث وصول المنى إلى القابلة المنوية حيث تكون قناتها مسدودة بالأنبوبة القريبة للمستودع المنوى ، فيما بعد عندما تلين هذه السدادة يمكن أن يحدث نقل للمنى من جديد . وجميع المستودعات المنوية تطرد فى حدود ١٢ إلى ٢٤ ساعة قبل وضع البيض وفى الفترة بين عملية الطرد ووضع البيض لا تستجيب الأنثى للذكر (جريجورى Gregory, عام ١٩٦٥) . فى حشرات أخرى نجد أن وجود مستودع منوى فى قنوات الأنثى يمنع التلقيح لفترة . أما فى إناث البعوض فالتلقيح الواحد يوفر للأنثى حيوانات منويه بعدد كاف لإحضاب كل البيض الذى تنتجه (كليمنتس Clements,) عام ١٩٦٣) . ولكن هذا غير مؤكد فى ذباب *Drosophila* حيث تستقبل الأنثى حوالى ٤٠٠٠ حيوان منوى فى الجماع الواحد وتستطيع وضع ٣٠٠٠ بيضه ، ولكن بما أن كل بيضه يخترقها أكثر من حيوان منوى واحد فإن نقل المنى من جماع واحد غير كاف لاخصاب كل البيض بالمبيض .

من المعروف أن التلقيح ونقل المنى يؤثر على عمليات التمثيل الداخلى وسلوك الأنثى ، علاوة على إخصاب بيضها . فى بعض الحالات كما فى الحشرات التابعة لأجناس *Pycnoscelus* و *Cimex* و *Schistocerca* فإن عملية التزاوج تصعد من سرعة تكوين البويضات ، بالإضافة إلى ذلك يزيد التزاوج فى الصراصير من عدد البويضات الناضجة التى تضعها الأنثى وبانتاج كيس البيض الذى يحتفظ بداخله كيس الحضنة (ستاى ، جلبيرين Stay &) Gelperin, عام ١٩٦٦) . ويكون تأثير إنتقال المنى على هذه العوامل بواسطه تنبيه من الخلايا العصبيه المفرزة بالمخ وغدد الكوربورا ألاتا .

الفصل العاشر

وضع البيض والبيضة

OVIPOSITION AND THE EGG

فى بعض الحشرات لا يوجد بالأنثى عضو خاص مرتبط بوضع البيض ، ولكن فى حشرات أخرى يتحور الجزء الخلفى من الجسم وبعض الزوائد البطنية لتكوين آلة وضع البيض ovipositor وعن طريقها تتمكن الأنثى من إدخال بيضها فى أماكن معينه إما بداخل النسيج النباتى أو الحيوانى بدلاً من وضع بيضها على أحد الأسطح بالبيئة . وقد يوضع البيض فى صورة منفردة أو فى مجاميع . وفى بعض الأجناس يوضع البيض فى تركيب مخصص لحمايته يسمى بكيس البيض ootheca وهذا الكيس يتكون من افرازات الغدد التناسلية المساعدة فى الأنثى . ويكون مكان وضع البيض المختار بواسطة الأنثى عادة مميزا للنوع الواحد ، وهذا الاختيار هام حيث إن بقاء البيض حى وتوفير الغذاء لليرقات عند فقسها ، متوقف على هذا الاختيار . ويرتبط إنتقاء المكان بجذب عام لمنطقة معينه ثم استجابة خاصة للرقعة التى يتم وضع البيض بها

وبيض الحشرات عادة كبير الحجم نظرا لاحتوائه على نسبة كبيرة من المح . قشرة البيضة معقدة التركيب وقد تحتوى على تجاويف تكون على اتصال بالهواء الجوى وذلك عن طريق عدد من الثقوب الصغيرة أو فى بعض الحالات يتم الاتصال بالهواء الجوى عبر شبكة مفتوحة . وهذا النظام يسهل تبادل الغازات حول السطح الكلى للبيضة ، وفى بعض الأحيان عندما يكون بيض الحشرات الأرضية معرضاً للغمر بالماء قد يقوم بوظيفة درع واق ، ويقل فقد الماء من البيضة نتيجة لوجود طبقة شمعية بداخل قشرة البيضة ، وأحيانا تتكون طبقة شمعية أخرى فى الجليد الجنينى embryonic cuticle .

ويستطيع كثير من بيض الحشرات امتصاص ماء أثناء نمو الجنين به وبالتالى يزداد البيض جدا فى الحجم . كذلك يوجد بقشرة البيضة ثقب واحد صغير أو أكثر من ثقب ماراً إلى داخلها حيث يدخل الحيوان المنوى إلى داخل البيضة عن طريقة .

١٠ – ١ وضع البيض Oviposition

١٠ – ١ – ١ عادات وضع البيض

لاختيار الأنثى مكانا مناسبا لوضع البيض أهمية كبرى وذلك لكى تضمن حماية البيض من الظروف البيئية ، وكذلك لتوفير غذاء مناسب لليرقات التى تكون ضعيفة الحركة فور خروجها من البيضة . فمثلا تضع حشرات

حرشفية الأجنحة ونصفية الأجنحة الغير متجانسة بيضها على الأسطح النباتية الملائمة لغذاء اليرقات ، وكثيراً ما تختار السطح السفلى للورقة حتى لا يكون البيض معرضاً لدرجات الحرارة والجفاف . ويتم لصق البيض على الأسطح النباتية بواسطة افرازات من الغدد التناسلية المساعدة . وقد تضع البيض فى صورة فردية كما فى *Pieris rapae* أو فى مجاميع كما فى *Pieris brassica* .

وتضع انثى أسد المن *Chrysopa* (رتبة شبكية الأجنحة) البيض على اسطح النبات محمولا على سويقة قد يصل ارتفاعها إلى ١٥ مم . وتلصق على السويقة بإفرازات لزجه سرعان ما تتصلب عند تعرضها للهواء عقب سحبها من جسم الأنثى .

قد يتم وضع البيض فى التربة كما فى حشرات فصيلة Asilidae والنطاطات من رتبة مستقيمة الأجنحة . وكثير من ذباب رتبة ثنائية الأجنحة يضع البيض بداخل أو على سطح روث أو جيفة الحيوانات . فمثلا تصنع حشرة *Orthellia* ثقبا بواسطة آله وضع البيض فى الروث المفرز حديثا ويتم توسيع الثقب بواسطة الضغط الخارجى بآله وضع البيض ، وبهذا التجويف المتكون يتم وضع من ٢٥ إلى ٣٥ بيضة (شكل ١٠ - ١ أ) . وفى فصيله Acrididae تحفر الأنثى تجويف فى التربة ويتم وضع البيض فى مجاميع بداخله .

كثيرا ما تضع اناث حشرات Thysanoptera, Tent, hredinidae and Tettigoniids البيض فى النسيج النباتى مستخدمه آله وضع البيض . وقد يكون مكان وضع البيض مميزاً كما فى حشرات التربس حيث تستطيع التمييز بين بتلة وقنابة الزهور لنوع معين من النباتات ، أو قد يتم وضع البيض بدون تمييز المكان كما فى *Meconema* (رتبة مستقيمة الأجنحة) التى تضع بيضها فى شقوق بجزع الشجر أو على فطريات نامية على الجزع .

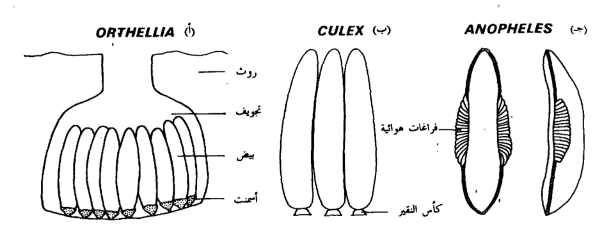
وكثيرا من الحشرات المتطفلة من رتبة ثنائية الأجنحة تضع بيضها على العائل المناسب ، فى حين ان الحشرات المتطفلة من رتبة غشائية الأجنحة لديها آله وضع بيض متخصصة لوضع البيض بداخل جسم العائل . وفى بعض الأجناس المتطفلة قد تضع الأنثى البيض فى مكان ينتشر به العائل بدلا من وضعه على العائل نفسه ، فيتم وضع بيض الحشرات التابعه لفصيله Trigonalidae على أوراق النبات وذلك لكى تصل اليرقات إلى عائلها ونظرا لضياع كثير من هذا البيض فهذه الحشرات تنتج عدداً كبيراً من البيض قد يصل إلى عدة آلاف بيضه فى آيام قليله (كلاوزين Clausen, عام ١٩٤٠) . ويتم ايداع بيض Melaid بمكان قريب من عش العائل وعند الفقس تبحث اليرقات عن العائل .

وتضع حشرات *Cordylobia* (رتبة ثنائية الأجنحة) بيضها بعيداً عن العائل ، أما حشرات *Dermatobia* (ذبابه الإنسان النبرية) فتضع الأنثى البيض على آفات آخرى وخاصة البعوض والقراد وتقوم هذه الآفات تجعل هذا البيض إلى العائل . فتنتظر الذبابة بجوار إحدى البرك وعند خروج البعوض من طور العذراء تلحق به وتضع حوالى ١٥ بيضة على بطن البعوضه . وظاهرة استغلال حيوان من نوع معين لحيوان من نوع آخر لتوفير وسيله انتقال له تسمى التسخير Phoresy .

ولأجناس حشرية أخرى عادات مختلفة لوضع البيض ، فمثلا حشرات *Scarabaeus* (رتبة غمدية الأجنحة) تبنى غرفاً تحت التربة ويخزن بها كوم أو أكثر من الروث ويضع بيضه فى كل كوم ، ويعتبر الروث غذاء ليرقاته .

وفى جنس ***Copis*** (رتبة غمدية الأجنحة) يتم بناء غرفة تحت التربة بواسطة الذكر والأنثى معا . أما فى الحشرات الإجتماعية فيتم وضع البيض فى خلايا منشأة خصيصاً لذلك .

كذلك توجد عادات مختلفة لوضع البيض فى الحشرات ذات اليرقات المائيه ، فمثلا فى البعوض من جنس ***Culex*** تستقر الأنثى على سطح الماء مجموعة من البيض تضم من ١٥٠ - ٣٠٠ بيضة تطفو على سطح الماء فى وضع عمودى حيث أن كأس النقير الذى يوجد بطرف البيضه غير قابل للبلل فى حين أن باقى قشرة البيضة قابل للبلل (شكل ١٠ - ١ ب) . وهناك أجناس أخرى من البعوض مثل ***Anopheles*** تضع بيضها فى صورة فرديه على سطح الماء ويتحدد إتجاه طفوه العلوى بالسطح البطنى للبيضة الذى يوجد به فراغات هوائية بقشرة البيضة (شكل ١٠ - ١ جـ) .



شكل (١٠ - ١) : (أ) بيض حشرات جنس *Orthellia* بداخل تجويف فى روث حيوانى (عن هنتون, Hinton عام ١٩٦٠ أ) .
(ب) بيض بعوض جنس *Culex* مبينا كأس النقير الكاره للبلل .
(جـ) بيض بعوض جنس *Anopheles* منظر بطنى وجانبى (عن مارشال Marshall عام ١٩٣٨) .

ويوضع بيض الرعاشات على سطح الماء إما نتيجة إسقاطة من أعلى أو بملامسه نهاية البطن لسطح الماء ، ولكن فى هذه الحالة يسقط البيض تدريجيا إلى القاع . وفى حالات أخرى كما فى الهاموش من جنس ***Chironomus*** يتم وضع البيض فى خيط يرسى بالسطح (شكل ١٠ - ١ ب) .

وقد تضع حشرات أخرى ذات يرقات مائية بيضها على النباتات العائمة كما فى بعض مجموعة الحشرات التابعة لتحت رتبة **Zygoptera** .

كذلك تلجأ إناث حشرات ***Nepa*** لوضع البيض بحيث يكون القرن التنفسى أعلى سطح الماء ، وقد تغوص بعض الحشرات بالماء لوضع بيضها ، ويحدث ذلك مثلا فى بعض الرعاشات من تحت رتبة **Zygotera** التى تضع بيضها على الأجزاء النباتية المغمورة فى الماء ، وإناث ***Hetaerina*** قد تغوص لعمق ١٠ - ١٢ سم وتستمر تحت الماء لمده ساعة تقريبا لكى تضع بيضها على جذور نبات ***Salix*** (بيك ، سالجباك, **Bick & Salgback** عام ١٩٦٦) . وتضع الخنافس المائية ايضا بيضها بالماء وبعضها مثال ***Agabus*** تضع بيضها على هيئة صفوف داخل

غمد الأوراق لنباتات مائية (جاكسون Jackson, عام ١٩٥٨) . أما خنافس *Ilybius* (رتبة غمديه الأجنحة) فتضع بيضها داخل أنسجه النباتات المائية بجوار الفراغات الهوائية الموجودة داخل النبات (جاكسون Jackson, عام ١٩٦٠) .وأخيرا قد تضع الحشرات بيضها بأماكن مجاورة للماء بحيث عند الفقس تستطيع اليرقات أن تجد طريقها بسهولة إلى الماء ، مثال ذلك بعض أنواع الرعاشات وبعض حشرات رتبة Trichoptera . أما إناث بعوض *Aedes* فتضع بيضها على التربه المجاوره للماء والتى يمكن أن يكون عرضه لمد الماء ولا يفقس البيض إلا عند وصول الماء إليه .

١٠ - ١ - ٢ كيس البيض

فى معظم الحالات يتم لصق البيض أعلى أو أسفل سطح التربة ، ولو أن بعض أجناس الحشرات تضع بيضها داخل كيس بيض متكون من إفرازات الغدد التناسليه المساعدة . فمثلا فى الصرصور من جنس *Blatta* تضع الأنثى البيض فى صفين ، بكل صف ٨ بيضات داخل كبسولة تندبغ أثناء تكوينها (شكل ١٠ - ١٢) وعلى طول الحافة العلوية للكبسولة توجد تجاويف تتصل بالهواء الخارجى عن طريق ثقوب صغيرة وذلك لتنفس البيض .

وتضع إناث الجراد التابع لفصيلة Acrididae البيض أسفل التربة فى مجاميع على هيئة كتل يضمها إفراز رغوى ، أما الحفرة التى تعلو كتلة البيض فتغطى بطبقة من نفس المادة الرغوية (شكل ١٠ - ٢ ، ب) .

وقد يكون البيض بالكتلة الواحده غير منتظم الترتيب كما فى الحشرات التابعة لفصيلتى Pyrgomorphidae و Cyrtacanthacridinae (شكل ١٠ - ٢ ب) أو مرتب فى أصفوف مستقيمة كما فى Truxalinae و Acridinae (شكل ١٠ - ٢ جـ) . وتضع بعض الأجناس كتلا بها عدد قليل من البيض ، فمثلا *Badistica* تضع بين ١ - ٦ بيضات بالكتلة فى حين تضع *Phymateus* ما يزيد عن ٢٠٠ بيضه فى الكتلة الواحدة .

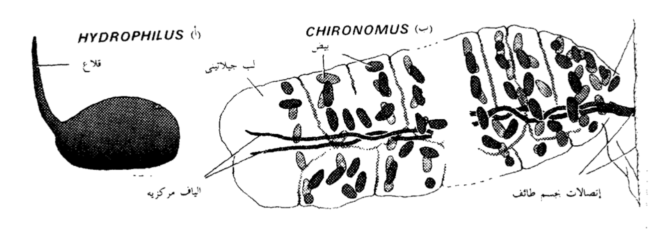
أما خنافس Tortoise beetles فتضع بيضها فى كيس يختلف شكله وتركيبه باختلاف الأجناس ، فمثلا فى جنس *Basipta* يتم لصق كيس البيض على جزء النبات الذى تتغذى عليه الحشره . ويتركب الكيس المفرز من الغدد التناسلية المساعدة من عدد كبير من الرقائق وهذه تضغط على هيئة صفائح أثناء خروجه من جسم الأنثى . ويتم وضع هذه الصفائح على هيئة كأس مفتوح مقسم من الداخل إلى ٣٠ خليه (شكل ١٠ - ٢ د ، هـ) . ويتم وضع بيضة بكل خلية ، ومن الخارج تلتصق الصفائح بإحكام لتكون قشرة صلبة ويليها للخارج طبقة رقيقة من الرقائق المفككه (موير ، شارب Muer & Sharp, عام ١٩٠٤) .

أما *Plataspis* (رتبة نصفية الأجنحة الغير متجانسه) فتضع الأنثى البيض فى صفين ثم يغطى بكرات مستطيلة صلبه ناتجه من إفرازات خاصة بالأمعاء . وتغطى حشرة *Coptosoma* (رتبة نصفيه الأجنحة الغير متجانسة) بيضها بطبقات اسمنتيه غير منتظمة الترتيب بحيث تحصر فقاقيع هوائية فى نقر عقمة .

وتضع الحشرات المائية من جنس *Hydrophilus* بيضها داخل شرنقة حريرية ذات قلع (شكل ١٠ - ٣ أ) ، وهناك حشرات أخرى يضم بيضها خيوط من مادة جيلاتينية كما فى أنواع الهاموش من جنس *Chironomus* وحشرات رتبة Trichoptera (شكل ١٠ - ٣ ب) .

BLATTA (أ)
NOMADACRIS (ب)
ACRIDA (جـ)
crista
غطاء
سداده
فراغ هوائى
كتله البيض
(د)
BASIPTA
(هـ)
خلايا محتوية على البيض
أغشية
قشرة
الخلايا الخارجية
غصن

شكل (١٠ — ٢) : (أ) كيس فى صراصير جنس *Blatta* (عن *Rogge, 1965*) (ب) و (جـ) كتل البيض فى الجراد من جنس *Nomadocris* و *Arida* (عن **Chapman and Robertson, 1958**) . (د) كيس البيض فى *Bosipta* (هـ) قطاع عرضى فى كيس البيض لجنس *Bosipta* (عن **Muir and Sharp, 1904**) .



شكل (١٠ — ٣) : (أ) شرنقه البيض فى الحشرات *Hydrophilus* ، (ب) خيوط البيض فى *Chironomus* (عن **Miall, 1922**) .

١٠ - ١ - ٣ إختيار مكان وضع البيض

يمكن تميز مرحلتين لإختيار مكان وضع البيض ؛ الإختيار الأولى وهو عبارة عن إستجابة عامه للبيئة يليها مرحله ثانية حسميه التى تعتمد على استجابة دقيقة محدده .

والإختيار الأول للمكان يتعلق بعوامل عديدة وسلوك ما قبل وضع البيض ، فمثلا يتميز الجراد والنطاط بتفضيل الأماكن الدافئه بأرض مفتوحة (بوبوف ,Popov عام ١٩٥٨) .ويتأثر اختياره كذلك بوجود النباتات المناسبه التى تتغذى عليها تلك الحشرات . ولو أن إناث *Nomadocris* قد تضع بيضها بالمساحات الخاليه من الزرع إلا أنها تضع عددا أكبر من البيض بجوار الافرع النباتية (شكل ١٠ - ٤) . فى حشرات آخرى يوجد عاده عامل جذب لمنطقة معينه ، فالبعوض ينجذب إلى الماء تحت تأثير نمو نباتى بالمنطقة وبكمية الضوء المنعكسة على سطح الماء . أما إناث *Pieris* التى تكون على وشك وضع بيضها فيجذبها الأسطح الخضراء ، فى حين أن بمرحله سابقة للحشرة يكون اللون الأزرق أو الأصفر اكثر جذبا . فى أجناس أخرى تعتبر عوامل الشم أكثر من العوامل البصريه تنبيها لجذب الحشره لإختيار مكان وضع البيض . فمثلا تحت رائحة شمع النحل فراشه الشمع *Achroia* على الجس بآله وضع البيض (ماكينجز ,Makings عام ١٩٥) . أما *Mormoniella* فتبقى بالمنطقة الملوثة برائحة عائلها حيث تبحث على عذارى *Calliphora* التى تتطفل عليها (إدواردزو ,Edwards عام ١٩٥٥) . وذلك ايضا ينطبق على حشره *Nemeritis* (رتبة غشائية الأجنحة) المتطفلة على يرقات *Ephestia* (رتبة حرشفية الأجنحة) (ويليمز J. R. Williams عام ١٩٥٢) . و *Rhizopertha* (رتبة غمديه الأجنحة) التى تنجذب إلى رائحة الحبوب (كرومبى ,Crombie عام ١٩٤٢) .

وهذه المنبهات العامه للإختيار الأولى هى الأساس التى تختار الحشرة عن طريقها أماكن وضع البيض ، ولذا فهى تعتبر أسلوب فى السلوك لاختيار المكان النهائى لوضع البيض . وترتبط هذه بأعضاء حس كيماويه محمولة على قرون الاستشعار أو الرسغ أو آله وضع البيض . فأنثى الجراد تدق على سطح التربة بطرف نهاية البطن ثم تجسها بآلة وضع البيض وترفض الأسطح الصلبة منها وتقبل السطح الرملى الغير صلب وتبدأ فى الحفر . ويتم وضع البيض فقط فى حالة وجود التربة الرطبة ، أما التربة المالحة فلا تضع بها بيضها . فى الجراد الصحراوى *Schistocerca* يتأثر الإختيار النهائى للمكان بوجود جراد آخر حيث تفضل وضع بيضها فى مجتمع مزدحم بأفرادها . وهناك تنبيهات بصريه وشمية هى التى تتحكم فى تجمع الجراد (نوريس ,Norris عام ١٩٦٣) .

ولو أن البعوض ينجذب إلى المناطق المائية إلا أنه لا يتم وضع البيض مباشرة عند الوصول إلى سطح الماء . فوضع البيض يعتمد إلى حد كبير على حدوث تنبيه لأعضاء حس برسغ الحشره تتنبه بملابسة سطح الماء . فبعوض *Aedes* و *Culex* يرفض الماء الذى به نسبه عالية من الأملاح ، والرفض غالبا يرجع إلى التركيز الاسموزى العالى للمحاليل الملحية .

وفى أجناس أخرى يعتبر الأس الايدروجينى عامل مهم لإختيار المكان (هودسون ,Hudson عام ١٩٥٦) . إناث *Pieris brassicae* تستعمل أعضاء استقبال على الرسغ وتلجأ إلى الترق بواسطه زوج الأرجل الأماميه على سطح النبات حيث لا تضع بيضها إلا على النبات الذى به نسبه عاليه من زيت الخردل ، وتختار الأنثى السطح

السفلى الأوراق النبات مفضلة الظل ولذلك تلجأ إلى التدل لأسفل أثناء وضع البيض (دافيد ، جاردنر David & Gardiner عام ١٩٦٢) .

وتستعمل إناث *Nemeritis* أعضاء حس على قرون الإستشعار حيث تقوم بذبذبة قرون استشعارها فوق الأسطح إلى أن تعثر على العائل وعندئذ تبدأ بحس جسمه بواسطة آله وضع البيض ، ونتيجة لذلك يرتد العائل مما يدفع الأنثى المتطفلة إلى غرز آله وضع البيض بقوة مما يزيد من فرصتها لاختراق جليد العائل . وعند إختراق جدار الجسم تستطيع الأنثى بواسطة أعضاء الحس الموجودة على آله وضع البيض أن تستبين وجود بيض طفيل آخر ، وفى هذه الحاله ترفض وضع بيضها وذلك لعدم ملائمة العائل .

١٠ - ١ - ٤ ميكانيكية وضع البيض

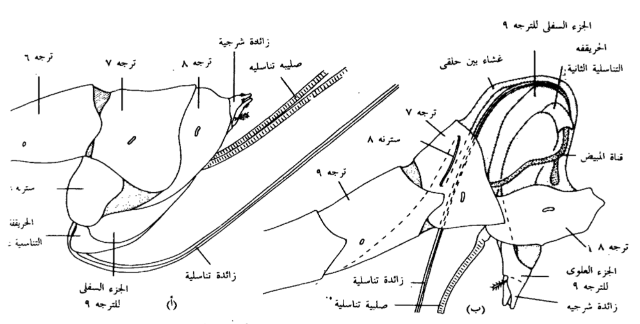
معظم أجناس الحشرات التى لا يوجد بها زوائد بآله وضع البيض تضع بيضها على أحد الأسطح بالبيئة أو قد تكون الحلقات البطنية الطرفيه مستطيلة أو تلسكوبيه تتمكن بواسطتها من وضع البيض بداخل الشقوق .

وفى بعض الحالات توجد زوائد متخصصة ذات علاقه بعملية وضع البيض . ففى كثير من حشرات فصيلة Asilidae تحمل الحشرات أشواكا على صفائح تسمى المعارز acanthophorites توجد بطرف نهاية البطن وأثناء وضع البيض تزيح هذه الأشواك التربة بحيث تسمح لنهاية البطن بالدخول بالتربة ، وعند سحب البطن تتساقط التربه مغطيه البيض (أولدرويد Oldroyd, عام ١٩٦٤) . ولخنفساء *Ilybius* آله وضع بيض بها صفيحتان ذوات أسنان دقيقة . وتتوالى أطراف الصفيحتين إختراق نسيج النبات المناسب، وبواسطة حركة منشارية منتظمة يقطع جانب من النسيج النباتى على هيئة لسان حيث تضع الحشرة بيضها بالقطع المتكون وتغطيها بلسان النسيج النباتى أثناء سحب صفيحتى آلة وضع البيض (جاكسون Jackson, عام ١٩٦٠) .

أما أجناس الحشرات التى تكون مزودة بآلة وضع بيض مستمدة من زوائد الحلقات البطنية الثامنة والتاسعة فتخترق النسيج عن طريق حركات جانبية للمصاريع تجاه بعضها مشابهة لحركة آله اللسع فى نحل العسل . وفى ذبابه النمس *ichneumon* تنحنى نهاية البطن لأسفل عند بداية وضع البيض بحيث تتجه المصاريع تجاه البطن بدلا من أن تتجه إلى أسفل (شكل ١٠ - ٤) . وتشق الزوائد التناسلية طريقها فى نسيج العائل أو فى الخشب الذى ينخره العائل كما فى *Rhyssa* وذلك بواسطة حركات سريعة غادية ذاهبة . ولا تدخل الصفائح التناسلية مكان الجرح ولكنها تنحرف خارجه . وبهذه الوسيلة تستطيع حشرات *Rhyssa* أن تنخر الخشب إلى سمك يصل إلى ٣ سم فى حدود ٢٠ دقيقة .

فى نحله العسل *Apis* تتحور آله وضع البيض إلى آله لسع إلا أن ميكانيكية الحركتها تشابه ذبابة النمس ، وعندما تكون الحشره مستعدة للسع يرتفع الجزء القاعدى لآله اللسع لأعلى نتيجة لحركه الطرف الأمامى لاسترنة الحلقة السابعة فى حين أن غمد آلة اللسع ينخفض بواسطة العضلات (شكل ١٠ - ٥ - ١ ، ب) . أما حركة الوخذ النهائية التى تدفع بواسطتها أطراف المصاريع داخل العائل فتتم نتيجه حركة البطن إلى أسفل ، وعملية إختراق العائل تتم بواسطة حركة الأنصال على الرمح ، وتتم هذه الحركات بواسطة عضلات مقربة مبعدة تمتد على كلا طرف

الحريقفات التناسلية الثانيه والصفيحة المربعة التى تمثل الجزء الجانبى لترجة الحلقة التاسعة . والصفيحه المربعة حرة الحركة لأن الجزء الوسطى للترجة غشائى والحركات المتتالية من الإنقباض والإنبساط لعضلات الحريقفات التناسليه تحركها إلى الأمام والخلف (١٠ – ٥ جـ ، د) .

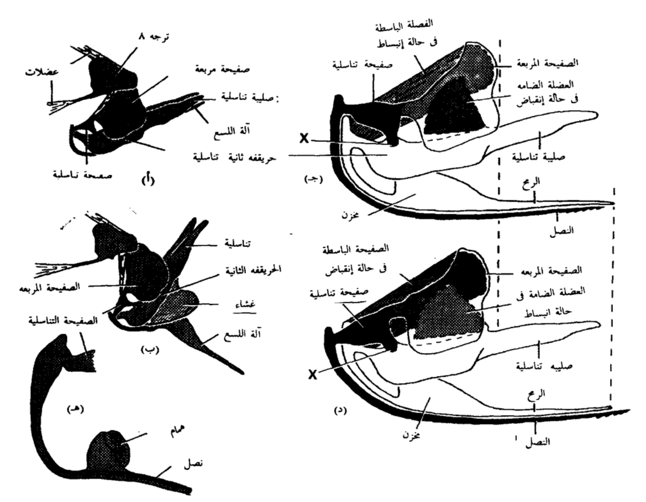


شكل (١٠ — ٤) : الجزء القاعدى من آلة وضع البيض فى *Megarhyssa* رتبة غشائية الأجنحة . (أ) وقت الراحة . (ب) وضع الصليبات البطنية وآلة وضع البيض أثناء وضع البيض (بعد إزالة الأغشية) . (عن سنودجراس Snodgrass سنه ١٩٣٥) .

وهذه الحركة تجبر الصفائح التناسلية على التأرجح بمكان تمفصلها بالحريقفات التناسلية الثانية (شكل ١٠ – ٥ جـ ، د عند النقطة ×) ، وبالتالى فإن حركة النصل تتناسق مع حركه الرمح . ويلاحظ أن حركه النصل من كل جانب ليست مترابطة ولكنهما يتمسكان بواسطة أطرافهما الشائكه اثناء دفعهما داخل الجرح ، وبالتالى فبدلا من أن تسحب العضلة الضامة النصلين من الجرح فإنها تؤدى إلى خفض الطرف الأمامى للحريقفات التناسلية الثانية لكى تعيد الصليبات إلى وضعها الأصلى وفى نفس الوقت تدفع الرمح بداخل الجرح . وبحركات وخذ متتالية تدفع آله اللسع تدريجيا إلى مسافه أعمق . يتم وأيضا حقن السم بواسطه حركه النصل حيث أن مخزن السم نفسه خالى من العضلات . يحمل كل نصل صمام مقعر ينطبق فى غمد آله اللسع (شكل ١٠ – ٥ هـ) ، وتدفع حركات هذه الصمامات أثناء حركة النصل للداخل والخارج إلى مرور السم بالغمد والخروج من شق بطرف النصل (سنودجراس ,Snodgrass عام ١٩٥٦) .

وتختلف حركة الصمامات تماما فى فصيلة Acrididae حيث تكون مرتبطة بحركات فتح وقفل الصمامات الظهرية والبطنية أكثر منها حركات إنزلاق (شكل ١٠ – ٦) . وتنتج هذه الحركات من عضلات تتصل بوتد هيكلى داخلى يوجد بقاعدة الصمامات ، بالإضافة إلى عضلات آخرى على صلة مباشرة بالصمامات . تبدأ الحشره فى الحفر عن طريق رفع الجسم لأعلى بواسطه الزوج الأول والثانى للأرجل ويقوس طرف نهاية البطن لأسفل بحيث تضغط فى إتجاه عمودى على سطح التربة . تزيح حركة فتح الصمامات جزئيات التربه السطحية وتفركها جانبا .

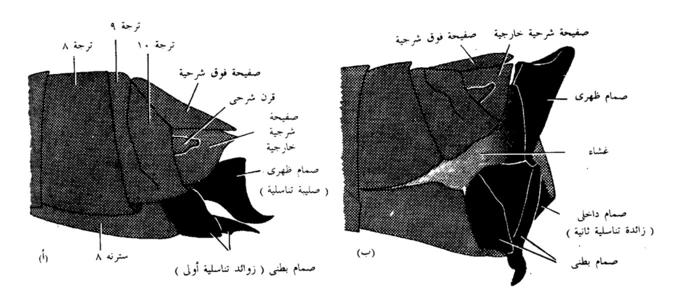
وبزياده ضغط نهاية البطن إلى أسفل تعمل الصمامات حفرة بالتربة تدريجيا ، وبزيادة عمق الحفره تستطيل بطن الحشرة عن طريق بسط الأغشية البين عقليه للحلقات البطنية الرابعة والخامسة ، والخامسة والسادسة ، والسادسة والسابعة . وهذه الأغشية لها القدرة على التمدد حيث طبقة الجليد الداخلى بها مكونة من رقائق وتعلوها طبقة رقيقة من الجليد السطحى الذى ينثنى بزوايا قائمة على المحور الطولى للجسم ، وباستطالة البطن تنفرد الثنايا وينبسط الجليد الداخلى (توماس ,Thomas عام ١٩٦٥) . وفى الذكر وكذلك الإناث الغير بالغة تكون الأغشية بين الحلقية غير قابلة للتمدد كما يحدث فى الإناث البالغة ، وهذا يشير إلى حدوث بعض التغيرات عند البلوغ .



شكل (١٠ ــ ٥) : ميكانيكية آلة اللسع فى نحل *Apis* (أ) آلة اللسع مسحوبة (ب) آلة منبسطة . (جـ) ، (د) حركة النصل نتيجة حركة الصفيحة المربعة إلى الأمام والخلف مؤديا إلى تأرجح الصفيحة التناسلية بمكان تمفصلها (×) . (هـ) الجزء القاعدى من النصل مبيناً الصمام . (عن : سنودجراس Sndograss سنه ١٩٣٥) .

وتختلف الدرجه التى تستطيل بها البطن إلى حد كبير ، فمثلا فى النطاط *Anacridium* تستطيل البطن من ٣ر٥ إلى ١٠ سم ، ويستطيع جراد *Schistocerca* أن يحفر إلى عمق ١٤ سم (بوبوف ,Popov عام ١٩٥٨) .

وغالبا تكون بداية تمدد وإستطالة البطن نتيجه عملية شد صمامات آله وضع البيض أثناء فتحها وقت الحفر ، ولكن للإحتفاظ بالاستطالة فلابد من حدوث ضغط من داخل الجسم ، وباستطالة البطن تكون هناك زيادة فى الحجم الكلي للجسم علما بأن ضغط الهيمولمف يثبت نتيجه تمدد الأكياس الهوائية وبإبتلاع الهواء بواسطة الحوصلة والزوائد الأعوريه للإمعاء ، ويتم ضخ الهواء بالجهاز القصبى بحركات تهويه بواسطة الرأس وتكون هذه الحركات منتظمة مع حركة قفل وفتح الثغور التنفسية بالحلقة الصدريه الأمامية . وعند وضع البيض يتمدد المزيد من الأكياس الهوائية بالبطن لكى تحافظ على الضغط الداخلى للهيمولمف . وعند الإنتهاء من وضع البيض تملأ الأكياس الهوائية التجويف البطنى بين الحلقات البطنية الأولى إلى الخامسة ويزداد حجم الجهاز القصبى بحوالى ١١٧٪ عن حجمه عند بدايه عملية وضع البيض .



شكل (١٠ ــ ٦) : رسم لتوضيح كيفية فتح صمامات آلة وضع البيض فى *Schistocerca* (أ) الصمامات مفتوحة (عن توماس Thomas سنه ١٩٦٥) .

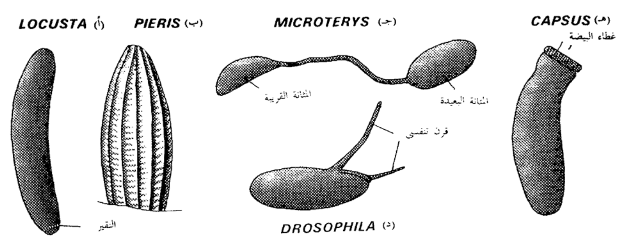
وتنقطع عملية الحفر على فترات نتيجة لأن الأنثى تسحب بطنها جزئيا من الحفرة ، وبحركات بسيطة بواسطه صمامات آله وضع البيض مع حركات دائرية للبطن يتم كبس جدار الحفره . وحتى فى التربة المناسبة قد تهجر الأنثى الحفرة وتبدأ فى حفر أخرى ، وعند حفر واحدة مناسبة تبدأ فى وضع البيض . وقبل نزول أى بيضة تملأ الأنثى جهازها القصبى بمزيد من الهواء نتيجة لحركات رأسها السريعه ثم تقفل الثغور التنفسية الصدرية وتدفع الهواء للخلف مؤدية إلى حدوث إنتفاخ بالبطن ، وتستمر البطن هكذا منتفخة إلى أن يتم وضع البيض وبعدها تتحرك الرأس للأمام مره أخرى فينتهى الضغط . وفى أثناء نزول البيض تكون فتحة النقير متجهة جهه القاعدة . عند الإنتهاء من نزول البيض يتم إفراز السدادة الرغوية بالجزء العلوى للحفرة ، وعند السحب النهائى للبطن تكشط الأنثى سطح التربة بواسطه رسغ زوج الأرجل الخلفيه لتغطية الحفرة وتستغرق هذه العمليه ساعتين منها ٢٠ دقيقة لنزول البيض ووضعه .

١٠ - ٢ البيضة The egg

١٠ - ٢ - ١ التركيب

بيض الحشرات النموذجي يكون كبير الحجم حيث أنه يحتوى على نسبة كبيرة من المح ، فمثلا بيض فصيلة Acrididae يصل طوله إلى ٨ مم وقطره ١ مم ، أما بيض الحشرات الصغيرة مثل الذباب من فصيلة *Musca* فلا يزيد طول البيضه عن ١ مم . وبعض الحشرات المتطفلة داخليا من رتبة غشائية الأجنحة التى تنمو يرقاتها بالسوائل الداخلية لحشرات أخرى يكون بيضها صغير الحجم ، وبه نسبه قليلة جدا من المح . وعلى سبيل المثال فبيض حشرات Platygasteridae التى تتطفل على يرقات Cecidomyid يبلغ طوله ما بين ٠٢ر٠ ، ١ر٠ مم .

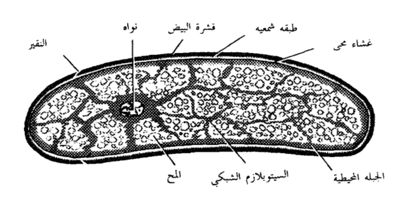
ويظهر بيض الحشرات فى أشكال مختلفة ، و كثيراً ما يتخذ شكل منطاد كما فى حشرات رتبتى مستقيمة وغشائية الأجنحة (شكل ١٠ - ٧ أ) ، أو مخروط كما فى *Pieris* (شكل ١٠ - ٧ ب) ، أو مستدير كما فى كثير من الفراشات ورتبة الحشرات نصفيه الاجنحة الغير متجانسه . وبيض بعض الحشرات التابعه لرتبة ثنائية الأجنحة وفصيلة Nepidae قد تمتد قشرته على هيئة قرن (شكل ١٠ - ٧ د) ، فى حين أن كثيراً من بيض الحشرات المتطفلة من رتبة غشائية الأجنحة تتميز بوجود نتوء يُسمى بالسويقة Pedicle فى أحد أطراف البيضة . أما بيض *Encyrtus* (رتبة غشائية الأجنحة) فيأخذ شكلاً شاذاً حيث يتكون من مثانتين متصلتين بأنبوبة صغيرة (شكل ١٠ - ٧ جـ) ، وأثناء وضعه تنتقل محتويات البيضة من المثانة القريبة إلى المثانه البعيدة ثم تُفقد المثانة القريبة . ويُعتقد أن هذا التركيب قد يسهل من دخول البيضة إلى جسم العائل من خلال ثقب صغير نسبياً .



شكل (١٠ ــ ٧) : بعض أشكال البيض (أ) *Locusta* (رتبة مستقيمة الأجنحة) . (ب) *Pieris* (رتبة حرشفية الأجنحة) . (جـ) *Microterys* (رتبة غشائية الأجنحة) . (د) *Drosophila* (هـ) *Capsus* (رتبة نصفية الأجنحة الغير متجانسة) . (ملحوظة : يختلف مقياس الرسم فى الأشكال السابقة) .

يُكون السيتوبلازم فى البيضة الحديثة الوضع من طبقة محيطة تُسمى السيتوبلازم المحيطى Periplasm وشبكة داخلية غير منتظمة بها المح . وتحتل نواه الزيجوت عادة مكان خلفى بالبيضة . وتحاط البويضة بالغشاء المحى Vitelline membrane يليه للخارج الكوريون chorion أو قشرة البيضة وبها طبقة شمعية من الداخل (شكل ١٠ – ٨) .

وفى مراحل التطور التالية يتم تكوين طبقة الجليد المصلى Serosal cuticle التى تتركب من طبقة جليد داخلى شيتينى Chitinous endocuticle وقد يسمى بالجليد الأبيض White cuticle ، ثم طبقة الجليد السطحى Epicuticle ويوجد بها طبقة شمعية ثانية مدمجة بالغشاء المحى . وبالجزء الأعظم من طبقة الجليد السطحى ، والذى قد يسمى بالجليد الأصفر yellow cuticle ، توجد الطبقة الشمعية أسفل طبقة ليفية (سليفر ، سيخون Slifer & Sekhon, عام ١٩٦٣) .



شكل (١٠ ــ ٨) : رسم تخطيطى يوضح تركيب البيضة .

تركيب قشرة البيضة (الكوريون) : يتم إفراز قشرة البيضة التى تسمى بالكوريون بواسطة الخلايا الحويصلية أثناء وجود البيضة بالمبيض . والسطح الخارجى للكوريون غالبا ما يكون عليه نقوش ، كثيراً ما تكون على هيئة رسوم سداسية عاكسه لشكل الخلايا الحويصلة ، وفى أحيان أخرى قد يكون السطح ذو أضلاع أو عليه نقر وينتج ذلك من عدم انتظام إفراز الكوريون بواسطة الخلايا الحويصلية (شكل ٨ – ١٢) .

قد يتميز الكوريون إلى طبقتين ، طبقة داخلية أو القشرة الداخلية endochorion وطبقة خارجية أو القشرة الخارجية exochorion . ويدخل فى تركيب الطبقة الخارجية البروتين المدبوغ وكوريونين chorionine وهو مشابه فى تركيبه لطبقة الجليد السطحى بجدار جسم الحشرة .

وفى حشرة *Rhodnius* تتركب طبقتى الكوريون من عدد من الطبقات المميزة كيماويا (شكل ٨ – ١٢) ، وكذلك فى *Carausis* حيث تكون القشره الخارجية عبارة عن طبقة من البروتين المدبوغ وطبقة من بروتين ليفى مترسب به جير ، وطبقة من ليبو بروتين (ويجلسورث ، بيمنت Wigglesworth & Beament, عام ١٩٥٠) . ولكن فى حالات أخرى لا يمكن تمييز الطبقتين بوضوح .

وغالبا ما تنتشر فراغات هوائية ببعض مناطق الكوريون . فمثلا فى حشرة *Tetrix* (رتبة مستقيمه الأجنحة) تكون الطبقة القاعدية للكوريون على هيئة صفيحة مستمرة تبرز منها دعائم تحجز بينها فراغات هوائية (شكل ١٠ – ١٩) ، وتخرج من الدعائم أفرغ جانبية التى قد تلتحم أطرافها الخارجية ، وبالتالى تظهر الطبقة الخارجية للكوريون كأنها صفيحة مثقبة (شكل ١٠ – ٩ ب) .

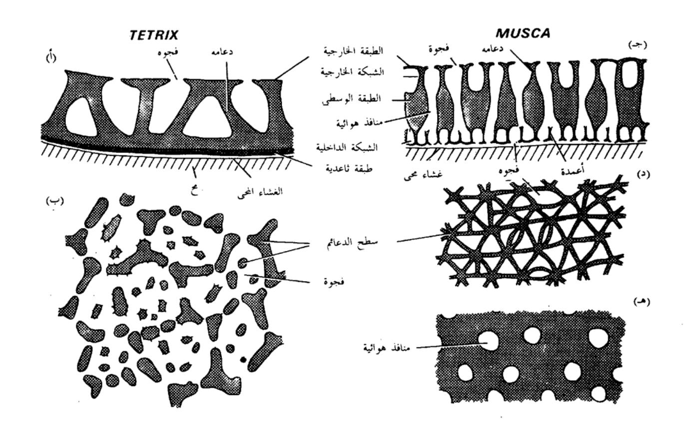
فى حشرات أخرى يكون التركيب أكثر تعقيدا ، فمثلا فى ذباب **Musca** تنتشر الفراغات الهوائية بغزارة على هيئة شبكة فى الطبقة الخارجية والداخلية للكوريون (شكل ١٠ – ١٩ ، د) ، وهذه تتصل ببعضها عن طريق أنابيب دقيقة تُسمى aeropyles أو منافذ هوائية مارة بالطبقة الوسطى (شكل ١٠ – ١٠) .

ويمتاز السطح الخارجى للكوريون بأنه كاره للماء فى بيض *Musca* و *Calliphora* ، أما فى بيض *Tetrix* و *Erioishia* (رتبة ثنائية الأجنحة) فيبتل السطح بسهولة .

وقد يكون لبيض بعض الأجناس غطاء operculum ويتصل بجسم البيضة عبر خط ضعيف لتسهيل عملية الفقس (شكل ١٠ – ٧ هـ) مثل هذا الغطاء يوجد فى *Cimicomorpha* وفى *Eriaischia* . ويختلف تركيب غطاء البيضة عن باقي قشرة البيض ولو أنه يتركب من نفس العناصر ، ولكن به تكون طبقة الجليد الداخلى أقل سمكا ولو أن الطبقة المحيطة amber layer تكون أكثر سمكا . وتظهر النقر الحويصلية على هيئة شقوق ولكنها لا تمتد إلى طبقة الجليد الداخلى . ويتصل الغطاء بباق القشرة عن طريق عمود مغلف Seal bar يتكون من طبقة دقيقة جداً من الجليد الداخلى وطبقة محيطة سميكة . ويوجد خط ضعيف التركيب بمكان اتصال العمود المغلف بالغطاء (بيمنت ,Beamont عام ١٩٤٦ – أ ، ١٩٤٧) .

وبيض بعض حشرات رتبة ثنائية الأجنحة به خطوط فقس تمثل خطوط ضعيفة التركيب ينشق عندها البيضة وقت فقس اليرقات . فى *Musca* و *Calliphora* تكون خطوط الفقس على هيئة ضلعين يمتدان بطول المحور الطولى للبيضة (شكل ١٠ – ١٩) . على طول الضلعين تمد الطبقة الداخلية للكوريون للخارج بحيث يبدو لكل ضلع طبقتين داخليتين خلفاً لخلف (شكل ١٠ – ٩ جـ) . وفى *Calliphora* يختلف تركيب سطح الكوريون بين خطوط الفقس عن المناطق الأخرى للقشرة (هنتون ,Hinton عام ١٩٦٠ – أ) .

النقير Micropyle : بما أن الكوريون يتم ترسيبه أثناء وجود البيضة بالمبيض فلابد من إيجاد وسيلة تسمح بدخول الحيوان المنوى ، وهذه الوسيلة يحققها وجود النقير الذى هو عبارة عن قنوات قمعية الشكل تمر بطبقات الكوريون . ومعظم بيض حشرات رتبة ثنائية الأجنحة لديها نقير واحد فى وضع قمى . أما بيضه حشرات فصيله Acrididae ففيها من ٣٠ – ٤٠ نقير مرتبة فى صورة حلقة حول الطرف السفلى للبيضة (١٠ – ١١ جـ ، د) . أما فى معظم بيض *Cimicomorpha* فيوجد النقير فى مكان إتصال غطاء البيضة بجسم البيضة :



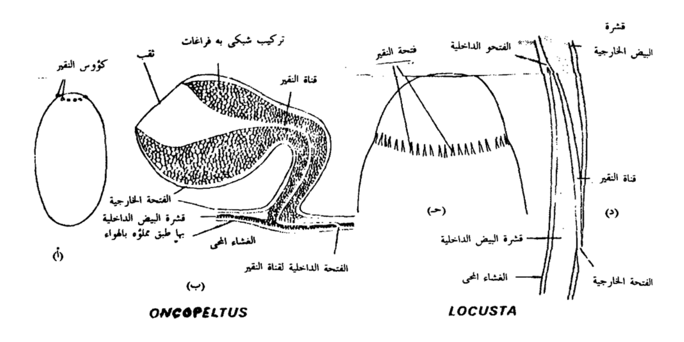
شكل (١٠ ــ ٩) : تركيب الكوريون فى بيض *Musca* و *Tetrix* (أ) قطاع عرضى فى بيضة *Tetrix* ، (ب) منظر سطحى فى بيضة *Terix* ، (جـ) قطاع عرضى فى بيضه *Musca* (د) منظر سطحى فى بيضة *Musca* (هـ) قطاع أفقى فى المنطقة الوسطى .

(عن هارث *Harth*, عام ١٩٦٢ ، هنتون Hinton عام ١٩٦٠ - أ) .

فى بيض الحشرات التابعه لفوق فصيلة Cimicoidea لا يوجد نقير حيث يتم الإخصاب أثناء وجود البيض بالمبيض . وفى *Pentatomorpha* يخرج نتوء من قشرة البيضة يحمل الزوائد النقرية التى تكون فى جنس *Oncopeltus* على هيئة كأس محمول على سويقة (شكل ١٠ - ١١ ، ب) وتمر قناة النقير بوسط الزوائد إلى الكوريون ويحيط بها شبكة مفتوحه من الكوريونين تحجز فجوات هوائية ، وقد يوجد من ٢٠٠ إلى عدة مئات من هذه الزوائد يختلف عددها باختلاف النوع .

١٠ - ٢ - ٢ التنفس فى البيضة

فى بيض معظم الحشرات يتم بعض تبادل الغازات من الخلال الكوريون ، ولكن معدل إنتشار الأكسجين خلال هذه الطبقة غير كاف لتوفير طلبات الجنين النامى . وبالتالى تمتلأ الطبقة الداخلية للكوريون فى معظم بيض

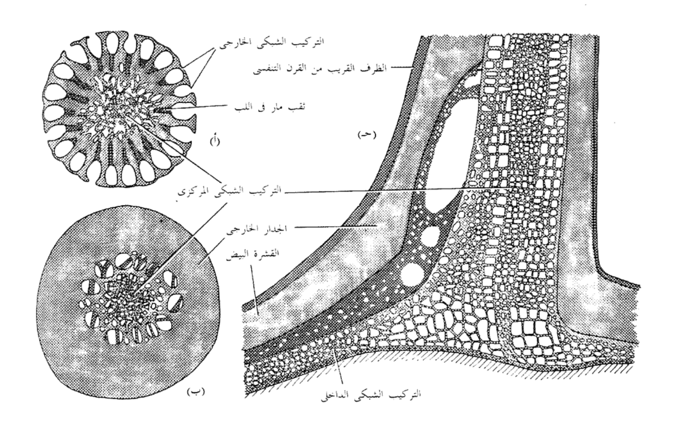


شكل (١٠ ــ ١١) : (أ) و (ب) بيض جنس *Oncopeltus* بيضه كاملة وقطاع طولى فى زائدة النقير . (عن سوث وود . Southwood عام ١٩٥٦) . (جـ) و (د) بيض جنس *Locusta* الطرف الخلفى من البيضة وقطاع طولى مار فى الكوريون بطول قناة النقير . (عن رونوول ,Roonwal عام ١٩٥٤) .

الحشرات بسلسلة من الفجوات المملوءة بالهواء تتصل بالهواء الخارجى عبر عدد من المنافذ الهوائية aeropyles . و هذه المنافذ الهوائية قد تنتشر بصورة عامة كما فى بيض *Musca* أو تكون محصورة فى مساحة معينة كما فى *Calliphora* حيث تنتشر فقط بين خطوط الفقس .

فى *Rhodnius* تنحصر هذه الفجوات أسفل غطاء البيضة مباشرة . وفى حالات أخرى تمتد التجاويف بطبقة الكوريون الداخلية وتصل إلى السطح الخارجى لتسهيل تبادل الغازات . فمثلا توجد ثقوب صغيرة على سطح بيضة *Carausius* وبها تكون شبكة الكوريون الداخلى مكشوفة . تقوم القرون التنفسية respiratory horn لبعض حشرات ثنائية الأجنحة وفصيله Nepidae بنفس الغرض من توصيل طبقة الهواء الداخلية بالهواء الجوى الخارجى ، وفى نفس الوقت تحدد المساحة التى عن طريقها قد يحدث فقد للماء (شكل ١٠ - ١٢) . أما فى بيض *Leptohylemyia* (رتبة ثنائية الأجنحة) فطبقة الكوريون الوسطى عبارة عن شبكة دقيقة تسمح بمرور الهواء لطبقه الكوريون الداخلية على جميع أسطح البيضة .

وفى هذه الحاله يكون كوريون البيضة خال من وسيلة لمقاومة مرور الماء (هنتون ,Hinton عام ١٩٦٢ - أ) . إذاً فى الحالات السابقة توجد طبقة هواء بالكوريون الداخلى تحيط بالبويضة الناضجة وعلى إتصال بالهواء



شكل (١٠ ــ ١٢) : تركيب القرن التنفسى فى Nepa (أ) قطاع عرضى فى الطرف البعيد . (ب) قطاع عرضى فى الطرف القريب . (جـ) قطاع طولى فى قاعدة القرن التنفسى موضحاً إتصاله بالكوريون (عن هنتون Hinton عام ١٩٦١ ــ ب) .

الخارجى . وهذه الطبقة قد تكون على إتصال بالبويضة الناضجة عبر ثقوب بالسطح الداخلى للكوريون ، ولكن فى بعض الأجناس مثال *Calliphora* يكون هذا السطح عبر ثقوب . يتركب الكوريون نفسه من تشابك ليفى ذو فواصل ٢٠ – ٥٠ A° بحيث يمر الاكسجين من خلال هذه الاسطح .

من دراسة (ويجلسورث ، بيمت Wigglesworth & Beament عام ١٩٥٠) . على تنفس بيض *Carousius* و *Rhodnius* وأجناس أخرى ، استنتجا ان فجوات الكوريون كانت ممتلئة بمادة ولا تحتوى على هواء . وأن الهواء يصل إلى الجنين عبر طبقة البروتين المنفذة بالكوريون . ومن ناحية آخرى تشير ابحاث هنتون Hinton عام ١٩٦٠ ــ أ ، (ويجلسون ، سالبيتر Wiggesworth & Salpeter عام ١٩٦٢ ــ ب أنه على الأقل فى *Calliphora* تملأ فجوات الكوريون بالهواء ومن المعقول تطبيق هذا على أجناس أخرى .

وتوجد وسائل خاصة لتنفس البيض بداخل كيس البيض الذى تضعه الصراصير . ففى *Blattella* توجد فجوات أعلى كل بيضة بالحافة العلوية لكيس البيض وهذه الفجوات تتصل بالهواء الخارجى عن طريق قنوات دقيقة

تصل بنقطة معينه بقمة كل بيضة ، يتميز الكوريون بالتركيب الشبكى المفتوح وبالتالى تكون لكل بيضة وسيلة الإتصال بالهواء الخارجى (ويجلسورث ، بيمنت Wigglesworth & Beament, عام ١٩٤٣ - ب) .

بيض بعض الحشرات الأرضية يتم وضعه بالتربة ويكون معرضاً للغمر بالماء . وبعض البيض يستطيع مقاومة ذلك نتيجة أن الكوريون به يمتاز بمقاومته للبلل حيث يحتفظ بغلاف من الهواء حول البيضة ، وعن طريقه يتم انتشار الغاز من الماء المحيط به . أى أن الكوريون يعمل كدرع واق أو بلاسترون Plastron . وتعتمد درجة الوقاية على المساحة المتوفرة لتبادل الغازات أى على مدى السطح البينى للماء/ هواء . وفى بيض حشرات حرشفية الأجنحة ومعظم بيض رتبة نصفية الأجنحة الغير متجانسة وكذلك *Rhodinus* يكون السطح البينى للماء/ هواء صغير غير ذى شأن ، ويستطيع البيض أن يقاوم تأثير الغمر بالماء لكونه ذو مقدرة كبيرة على تحمل انخفاض معدل العمليات الحيوية به .

فى *Ocypus* يكون البلاسترون اكثر تأثيرا ولكنه لا يصل للدرجه التى تسمح باستمرار النمو ، ولكن فى *Calliphora* حيث يوجد البلاسترون بين خطوط الفقس وفى *Musca* حيث يغلف البيضه كلها ، يستمر النمو الجنينى اذا كان الماء المغمور به البيض مشبع بالأكسجين . كذلك القرن التنفسى فى بيض كثير من حشرات رتبة ثنائية الأجنحة وفصيلة Nepidae وسيلة لحمايته من الغمر بالماء حيث أن القرون التنفسية تظهر فوق سطح الماء .

ويكون التوتر السطحى للماء الملوث بأحماض عضوية أو عناصر آخرى أقل من توتر الماء النقى ، وعليه يسهل بلل البلاسترون وبالتالى يزول تأثيره الذى يتناسب عكسيا مع التوتر السطحى . إذاً فالبلاسترون ببيض الحشرات الذى يتم وضعه فى مواد عضوية مغمورة بالماء يحتاج إلى أن ترتفع فيه درجه مقاومة البلل إذا كان سيستمر فى وظيفته بالرغم من التوتر السطحى المنخفض . كذلك لابد أن يتحمل البلل بقطرات المطر التى تسبب ضغطا مؤقتاً يقترب من نصف جوى . والبيض الموضوع بالروث يستطيع أن يتحمل الغمر بالماء النقى اكثر من بيض بعض الحشرات المائية . (هنتون Hinton عام ١٩٦٥ - أ ، ١٩٦٢ - ب) .

والبيض الذى يوضع بالماء يحصل على الأكسجين المذاب فى الماء كما فى حالة الرعاشات .

١٠ - ٢ - ٣ تنظيم المحتوى المائى

فقد الماء : ليس للكوريون فى معظم الحشرات القدرة على الصمود ضد الماء ، وبعد وضع البيض يمنع فقد الماء منه نتيجة وجود طبقة شمعية بداخل الكوريون وهى التى يتم إفرازها بواسطة البويضة أثناء التبويض . فى *Rhodnius* تستمر هذه الطبقة فوق النقير وتسند بواسطة الغشاء المحى . للشمع إختصاصه كطبقة منفردة وترتفع درجة الحرارة الحرجة به عن الدرجة التى تتفكك فيها هذه الطبقة المنفردة فتؤدى إلى حدة فقد الماء (بيمنت Beamont, عام ١٩٤٣ - ب) . والدرجة الحرجة لبيض *Rhodinus* تصل إلى ٤٢,٥° م ولبيض *Lucilia* (رتبة ثنائية الأجنحة) و *Locustana* (رتبة مستقيمة الأجنحة) تصل ٣٨° م و ٥٥ - ٥٨° م على التوالى . وعلى درجات أقل من هذه الدرجة فإن فقد الماء من بيض *Rhodnius* جدير بالإهمال حتى فى الجو الجاف ، ولكن جميع بيض الحشرات ليست له خاصية الصمود ضد فقد الماء ، فمثلا ينمو بيض *Musca* فقط فى الأماكن ذات

الرطوبه المرتفعة جداً بدليل أن فى ظروف ٨٠٪ رطوبة نسبية فإن ١٥٪ فقط من البيض يبقى حياً ويستمر إلى الفقس .

قد تفرز طبقة شمع ثانوية بالجليد المصلى فى بيض بعض الحشرات كما فى ***Rhodnius*** والعديد من حشرات رتبة مستقيمة الأجنحة .

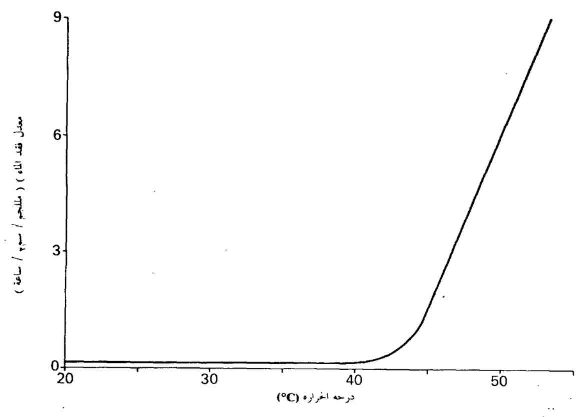
فى ***Melanoplus*** و ***Locustana*** توجد طبقة شمع ثانوية بين الجليد المصلى وبين الشبكة الليفية . وفى حشرات رتبة مستقيمة الأجنحة تحل طبقة الشمع الثانوية محل الطبقة التى بداخل الكوريون حيث أنها غالبا ما تتفكك بعد عدة أيام نتيجة للزيادة فى حجم البيضة . وينخفض معدل البخر من بيض *Locustana* تحت درجه حراره ٣٥° م و ٦٠٪ رطوبة نسبية من ٠,٣٥ – ٠,٥٤ مجم/ بيضة/ ٢٤ ساعه فى البيض حديث الوضع عندما توجد طبقة الشمع الأولية فقط ، وإلى ٠,١١ – ٠,٣٦ مجم/ بيضة/ ٢٤ ساعه بعد خمسة أيام من وضع البيضة وذلك عندما تكتمل به تكوين طبقة الجليد المصلى وطبقة الشمع الثانويه حول محيط البيضه فيما عدا منطقة المنافذ المائيه hydropyles . وعند تغليف هذه المساحة ينخفض معدل البخر إلى ٠٣,٠ – ٠٤,٠ مجم/ بيضة/ ٢٤ ساعه (ماتى Matthee عام ١٩٥١) .

وبيض ***Aedes*** يكون أيضا غير صامد للماء إلى أن يتم تكوين الجليد المصلى الذى غالبا ما يضم طبقة من الشمع . ويعتقد (ماك فارلان Mc Farlane عام ١٩٦١) . أن الجليد المصلى يتميز بصفة النفاذية المستقطبة حيث أنه يسمح بامتصاص الماء ولكن يمنع فقده من البيضة .

ويعتقد أحياناً أن الكوريون نفسه يوفر بعض المقاومة للجفاف . فمثلا فى *Aedes* تكون طبقة الكوريون الداخلية التى تقاوم الجفاف أسمك وأدكن عن مثيلتها الغير مقاومة فى بيض *Culex* . وفى بعض النطاطات الاستوائية مثل *Tropidiopsis* التى تقاوم وتبقى حية فى موسم الجفاف وهى فى طور البيضة وجد أن طبقة الكوريون بها سميكة ومتينة . كذلك يكون الكوريون سميكا ويقل عدد القرون التنفسية فى بيض أجناس Heteropterans التى يتم وضعها فى الأماكن المعرضة للجفاف (سوث وود Southwood عام ١٩٥٦) .

تحت الظروف الطبيعية يكون فقد الماء عادة محصور فى البيئة الدقيقة التى تختارها الأنثى كمكان لوضع بيضها . وبالتالى فكثير من البيض يتم وضعه فى الشقوق بالتربة أو لحاء الشجر حيث يقل النتح ، أو بداخل الأنسجة النباتية أو الحيوانية أو كنتيجة للبيئة الرطبة التى بها ينعدم فقد الماء أو يفقد بنسب قليلة . كذلك قد توفر الحشرة أحياناً بيئة دقيقة للبيض عن طريق وضعه داخل كيس بيض كما فى الصراصير وفرس النبى . وفى هذه الحالة وبالرغم من غياب طبقة الشمع الصامده للماء يتحدد النتح بتحديد حركة الهواء حول البيض .

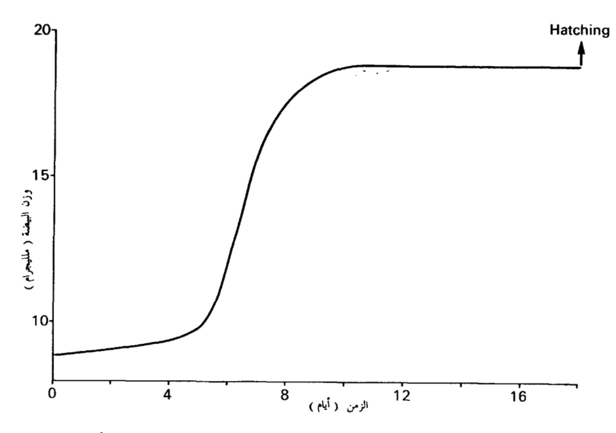
وفى فصيلة Acrididae يمكن حماية البيض من الجفاف لدرجة معينه نتيجة وضعه على مسافه أسفل سطح التربة . وبالإضافة إلى ذلك ففى بعض الأجناس الإستوائيه التى تتحمل الموسم الجاف بطور البيضة تغلف كتلة البيض بطبقة صلبه متينة من ماده رغوية كما فى *Cataloipus* أو يكون لديها غطاء داكن أعلى السداده كما فى *Acrida* .



شكل (١٠ ــ ١٣) : رسم بيانى مبينا علاقة فقد الماء من بيض *Rhodnius* فى ظروف جوية جافة (عن بيمنت Beament سنه ١٩٤٦ ب) .

إمتصاص الماء : فى *Rhodnius* وفى كثير من حشرات رتبة نصفية الأجنحة وحرشفية الأجنحة والتى غالبا ما تضع بيضها فى الأماكن المفتوحة الجافة ينمو البيض بدون امتصاص ماء ، ولكن بيض العديد من اجناس الحشرات يمتص الماء من البيئة فى مراحل نموه ، كما يحدث فى بيض الحشرات الأرضية والمائية ، مثال : *Phyllopertha* (رتبة نصفية الأجنحة) ، *Culex* (رتبة ثنائية الأجنحة) والعديد من حشرات رتبة مستقيمة الأجنحة وينتج عن ذلك زيادة كبيرة فى حجم ووزن البيضة (شكل ١٠ – ١٤) . و *Dytiscus Ocypus* (رتبة غمدية الأجنحة) و *Nepa , Nofostira*

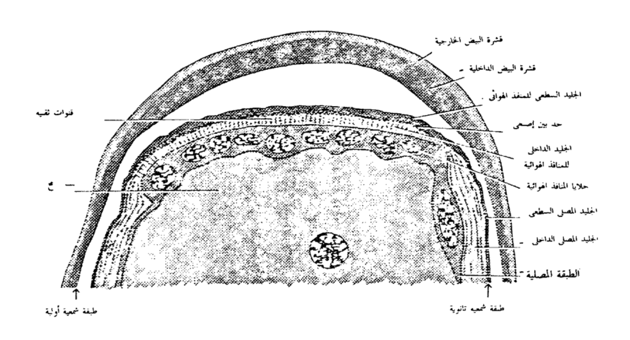
وفى بعض الأجناس كما فى *Gyrllus , Notostira* (رتبة مستقيمة الأجنحة) يتم امتصاص الماء من على سطح البيضة كله ، ولكنه على الأقل فى فصيله Acrididae يوجد تركيب خاص يُسمى بالمنفذ المائى hydropyle يكون مسئولا عن امتصاص الماء ، وهذا يتركب من منطقة سميكة من طبقة الجليد السطحى المصلى تعلو طبقة الجليد الداخلى التى تكون دقيقة بتلك المنطقة (شكل ١٠ – ١٥) ، كما تزداد درجة التلامس بين الطبقتين نتيجة زيادة الزوائد الاصبعية بينهما . ولكن توجد قنوات من خيوط شمعية بتلك المنطقة ولم تشاهد بمناطق أخرى بالجليد المصلى . ويعتقد أنه يحصل على الماء بواسطة المادة النفاذة بخارج المنافذ المائيه ويتعلق عند السطح البينى مع الجليد الداخلى الذى يُكون غشاء شبه نفاذ .



شكل (١٠ ــ ١٤) : رسم بيانى موضحا التغير فى وزن بيض الجراد من جنس *Schistocerca* وذلك عن امتصاصه الماء أثناء مراحل نموه .
(عن هانتر ــ جونيس Hunter-jones عام ١٩٦٤)

ويعتقد سليفر ، سيخون Slifer & Sekhon عام ١٩٦٣) .أن امتصاص الماء يرجع إلى الخاصية الأسموزية فى *Notostira* و *Phylloperta* . وشوهد نوع من المنافذ الهوائية فى بيض *Nepa* ، ولكن لا يوجد مثل هذا التركيب فى بيض *Deraeocoris* (رتبة نصفية الأجنحة) . وفى هذه الحالة يتم إمتصاص الماء من الطرف الخلفى للبيضة الذى ينغمد فى النسيج النباتى أو من الطرف الأمامى الناتىء (هارتلى ,Hartley عام ١٩٦٥) .

عادة يتم امتصاص الماء فى مرحلة نمو محددة ، فبعد وضع البيض مباشرة لا يحدث إمتصاص للماء يليها فترة امتصاص سريعة ثم فترة أخرى لا يحدث فيها زيادة فى المحتوى المائى (شكل ١٠ – ١٤) . وعلى الأقل فى صراصير الغيط يستمر نفاذية الكوريون والطبقة المصلية ويحدث تبادل منتظم للماء بين البيئة الداخلية والخارجية (براونتج ، فورست ,Browning & Forest عام ١٩٦٠) . هناك حدود لكمية الماء التى تُأخذ ، حسب الدرجه التى تُسمح بها امتداد الكوريون والمصلية ، ويعتقد أنه فى فترات زيادة المحتوى المائى يطرأ تغيرات بالكوريون تجعله أكثر قابلية للمد (براونتج ,Browning عام ١٩٧٦) ..



شكل (١٠ ــ ١٥) : قطاع فى الطرف الخلفى لبيض *Locusta* موضحاً المنفذ المائى (عن رونوال Roonwalعام ١٩٥٤) .

يعتقد (ماك فارلان McFarlane عام ١٩٦٦) . أن إمتصاص الماء يمنع مبدئيا بواسطة الجليد الداخلى . ثم تتفكك هذه الطبقة ويدخل الماء بسهولة إلى أن يمنع ثانيا بواسطة دبغ بعض أجزاء الطبقة المصلية . ويُعتقد أن بيض ***Nostosfira*** (رتبة نصفيه الأجنحة) لايبدأ فى إمتصاص الماء إلا بعد إنتاج مواد نشطة اسموزيا بداخل البيضة . أما فى بيض ***Phyllopertha*** فيتوقف إمتصاص الماء بحدوث تعديلات للكوريون التى تجعله صامداً للماء .

وزيادة حجم البيض التى تصاحب إمتصاص الماء تؤدى إلى تشقق الكوريون فى ***Dytiscus*** وفى **Acrididae** ، ولكن فى ***Nepa*** و ***Ocypus*** يحدث تمدد للقشرة دون أن تنشق . وفى بيض ***Tetrix*** يصاحب الزيادة فى الحجم تمدد جزئى فى القرن الأمامى للكوريون .

الفصل الحادى عشر

علم الجنين

EMBRYOLOGY

يتم إخصاب البيضة أثناء مرورها فى قناة المبيض فى طريقها إلى خارج الجسم . وبدخول الحيوان المنوى يستهل نضج البويضة وتبدأ مراحل النمو اللاحقة . وتنقسم نواة الزيجوت **Zygote nucleus** إلى أنوية بنوية **daughter nuclei** تهاجر إلى محيط الخارجى للبيضة لتكوين طبقة من الخلايا حول المح . ويزداد جزء من هذه الطبقة فى السمك ليكون الشريط الذى منه ينشأ الجنين ثم الطور الكرى **gastrula** التى ينتج منها طبقة ثانيه من خلايا داخل الشريط . وتتفاوت تفاصيل خطوات تكوين الطور الكرى وهى عملية غير قابلة للمقارنة بتكوين الطور الكرى فى حيوانات أخرى . يتم فصل الجنين من سطح البيضة بواسطة أغشية غير جنينية تتحلل وتختفى عند تحرك الجنين داخل المح . وتؤدى هذه الحركات إلى وضع الجنين فى الوضع النهائى فى المح ويغلف بداخل غلاف الجسم .

ويكون الإكتودرم أو الطبقة الجنينية الخارجية **ectoderm** غلاف الجسم وينغمد لتكوين الجهاز القصبى والمعى الأمامى والمعى الخلفى . كذلك ينشأ الجهاز العصبى وأعضاء الحس من الطبقة الجنينية الخارجية . الميزودرم أو الطبقة الجنينية الوسطى **mesoderm** قد تكون فى البداية أكياس سيلومية **Coelomic sacs** ولكن هذه تتفكك لتكون العضلات والجهاز الدورى والتناسلى . الخلايا الجرثومية التى تنشأ منها فيما بعد الخلايا الجنسية يتم تميزها فى مرحلة مبكرة من النمو الجنينى ، وأحيانا يتم بعد عدد قليل من الإنقسامات النووية . ويم تكوين المعى الأوسط بنمو مركزين أحدهما أمامى والآخر خلفى . وتصاحب التغيرات المورفولوجيه تغيرات فسيولوجيه .

ويتحكم فى مراحل النمو الأولى للبيضه عدة مراكز تمارس تأثيرها على الجنين وفى مرحلة تالية تظهر مراكز التعقيل ولبعض الأعضاء تأثير مخلق لنمو غيرها . وفى المراحل الأخيرة قد يوجد تحكم هرمونى إجمالى .

١١ - ١ الاخصاب Fertilization

تنشط الحيوانات المنوية بداخل القابلة المنويه وتتحلل الأربطة المنوية **Spermatodesms** التى كانت إلى ذلك الحين تجمعهم . وتستطيع الحيوانات المنوية أن تبقى حية بداخل القابلة المنوية لعدة أشهر أو عدة سنين كما فى حالة ملكات النحل وبالتالى خلال هذه الفترات تحتاج إلى بعض العناصر المغذية وقد يحصل على هذه العناصر من السائل المنوى الذكرى أو من تحلل الخلايا المكونة للكبسولة الخصوية ولكن غالباً فى معظم الحالات يتحصل على العناصر غذائية إضافية من غدد القابلة المنوية . ولا يتم الإخصاب إلا عندما يكون البيض جاهزاً للوضع وأثناء مرور كل

بيضة بقناة المبيض تخرج بعض الحيوانات المنوية من القابلة المنوية . وكيفية حدوث هذا غير واضح تماماً ولو أنه فى العديد من الحشرات التى يوجد بقابلتها المنوية عضلات قابضة قد يتم طرد بعض الحيوانات المنوية عند إنقباض هذه العضلات وفى إحيان أخرى تحدث نبضات مفاجئة نتيجة لإنقباض عضلات الجسم تزيد من ضغط الهيموليمف مما يؤدى إلى خروج الحيوانات المنوية .

ويعتقد أنه فى حاله *Mormoniella* تنشط الحيوانات المنوية بالقابلة المنوية وتسبح خارجه منها بتغير الأس الإيدروجينى (p H) نتيجة إفراز يأتى من غده القابلة المنوية (كينج King سنه ١٩٦٢) . وفى رتبة غشائية الأجنحة يتم خروج الحيوانات المنوية من القابلة المنوية بعملية منظمة حيث أن البيض المخصب يخرج منه الإناث والبيض غير مخصب يعطى ذكوراً .

ويسهل اتجاه البيضة بقناة المبيض دخول الحيوان المنوى فمثلا فى ذباب دروسفيلا يتم توجيه النقير الوحيد بالبيضة مقابل فتحة المستقبلة البطينة لقناة المبيض المحتويه على الحيوانات المنوية . وتحدث عمليات مشابهة فى الحشرات الأخرى .

وفى *Periplaneta* يُسبح الحيوان المنوى عند وصوله إلى البيضه فى طريق منحنى فى إتجاه سطح البيضة وهذا يؤدى به إلى داخل النقير القمعى الشكل . ويتعلق الدخول النهائى بداخل البيضة غالبا بإنجذاب كيماوى .

وفى معظم الأحيان يخترق البيضة الواحدة أكثر من حيوان منوى ولكن واحد منها فقط هو الذى ينجح فى إخصابها وتحلل الحيوانات المنوية الأخرى ولكن فى ذباب دروسفيلا يخترق البيضة حيوان منوى واحد فقط (Hildreth and Luchesi, 1963) .

وفى القليل من الحشرات يتم الإخصاب والبيضة ما زالت بالمبيض ، كما فى الحشرات التابعة لفوق فصيلة Cimicoidea التى يحدث بها الإخصاب داخل التجويف الدموى .

١١ - ٢ نضج البويضات Maturation of the oocytes

فى معظم الحشرات يستهل الإنقسام الإختزالى للبويضة بدخول الحيوان المنوى فى النقير ، ويهاجر الحيوان المنوى بعد دخوله البيضة إلى منتصفها وينحل إلى حويصلة نووية Vesicular nucleus خلال تلك الفترة تنقسم البويضة أول إنقسام إختزالى لها فى حين ان الإنقسام الثانى لا يكتمل إلا بعد مرور حوالى خمس دقائق من وضع البيضة . وبعد عدة دقائق تلتحم المغازل الإنقسامية للنواة الأولية الذكرية والأنثوية ويحدث الإنقسام الغير مباشر الأول وتلتحم الأنوية القطبية الناتجة من الإنقسامات الإختزالية للبويضة مع بعضها وتتحلل تدريجيا (Fahmy, 1952) .

١١ ــ ٣ التفلج (الإنشطار) وتكون الأدمة الجرثومية (البلاستودرم)

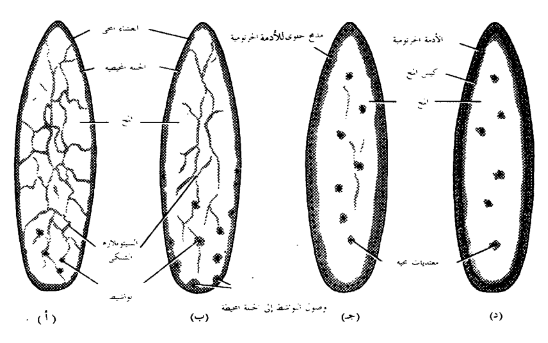
Cleavage and formation of the blastoderm

١١ - ٣ - ١ التفلج والأدمة الجرثومية

بعد وضع البيضة تبدأ نواة زيجوت بيض الحشرات فى الإنقسام . وفى جنس *Dacus* (رتبة ثنائية الأجنحة)

يحدث الإنقسام الأول فى حدود ٣٠ دقيقة من تكوين الزيجوت . ولا يصاحب الانقسامات النووية انقسامات خلوية ولكن كل نواة بنوية daughter nuclei تحاط بهالة من السيتوبلازم مكونة وحدة تُسمى نواشط energids . ويتم انقسامات الأنوية البنوية حتى الإنقسام الثامن بترتيب تزامنى ومما قد يساعد على هذا الترتيب إنها متواصلة سيتوبلازميا وخلال مرحلة الإنقسامات يزداد سيتوبلازم النواشط على حساب السيتوبلازم الشبكى .

وتتباعد النواشط أثناء إنقسامها (شكل ١١ - ١ أ) ثم ترتب فى طبقة بداخل المح محددة كتلة مستديرة أو مستطيله من المح . وتتناسب هذه الطبقة مع شكل البيضة وفى بعض الحشرات ذات التحول النصفى hemimetabolous تأخذ الانوية فى تلك الفترة وضعا سطحيا عن وضعها فى الحشرات ذات التحول التام holometabolous وقد يكون ذلك مرتبطا بكمية السيتوبلازم فبيض معظم الحشرات ذات التحول النصفى به كمية قليلة من السيتوبلازم والجبلة المحيطية أو طبقة البروتوبلازم المحيطية periplasm به رفيعة ، فى حين أن بيض الحشرات ذات التحول التام يكون به كميات أكبر من السيتوبلازم والجبلة المحيطية سميكة .



شكل (١١ ــ ١) : مراحل تكوين الأدمة الجرثومية .

وتستمر هجره النواشط إلى أن تصل وتدخل الجبله المحيطيه (شكل ١١ - ١ ب) ولكن درجه الدخول فى هذه الطبقة يختلف فمثلا يكون بالطرف السفلى للبيضة فى ***Locusta*** ولكن قريبة من استواء البيضة فى ***Panorpa*** . وفى الحشرات الراقية من رتبة ثنائية الأجنحة يتم وصول النواشط إلى الجبلة المحيطية بتوافق زمنى ولكن قد يختلف التوقيت فى حشرات أخرى .

وميكانيكية حركة النواشط إلى الجبله المحيطية غير مفهوم بالضبط . فمثلا فى ***Calliphora*** يقود السنتريول (أو الوكته) دائما اثناء الحركه وبعد الإنقسام كل نواة تلتف بحيث أن السنتريول يتخذ مكانا قياديا مره آخرى .

ولذلك يعتقد أن النواة تتحكم فى الحركة بوسيلة ما ، ولكن فى أجناس أخرى مثال ***Pieris*** فتوجد خيوط سيتوبلازمية تسبق النواشط إلى الجبله المحيطية .

وتقتحم الجبله المحيطية عادة بعد الإنقسام التشققى الثامن ويستمر الإنقسام النووى بها ، ولكن غالبا لا يستمر وفقا لتوافق زمنى . ولكن فى جنس ***Dacus*** يستمر التوافق الزمنى للإنقسام ، أما فى ***Calandra, Apis, Calliphora*** فتمر موجات من الإنقسامات الغير مباشرة بطول البيضة من طرف إلى آخر . وتنتشر الأنوية حول المحيط الخارجى للبيضة (شكل ١١ - ١ جـ) وفى نفس الوقت ، على الأقل فى حشرات رتبة ثنائيه الأجنحة ، يزداد سمك الجبله المحيطيه نتيجة لإضافة سيتوبلازم من الشبكية التى تصبح حينئذ ذات فجوات .

فى ***Drosophila*** ينشأ من غشاء البلازما ثنايا تمتد بين الأنوية المتجاوره الموجودة بالجبلة المحيطية وتنسحب بعد كل إنقسام نووى . ولكن فى النهاية تمتد الثنايا إلى ما بعد الأنوية وتتصل معا من الجهة الداخلية بحيث أن كتلة المح الغير مقسمة تصبح محاطة بطبقة من الخلايا التى تُسمى بالأدمة الجرثومية أو البلاستودرم **blastoderm** . (شكل ١١ - ١ د) وفيها تتصل الخلايا المتجاورة بواسطة الأجسام الرابطة **demosomes** (ما هووالد **Mahowald** عام ١٩٦٣ - ب) . وأثناء تكوين الجدر الخلوية تزداد حجم الأنوية وتظهر النويات بها لأول مرة وفى بادىء الأمر توجد الأنوية بجوار الجدار الخارجى للخلايا ولكن تتحرك للداخل فيما بعد ، ويحتل مكانها السابق أغشية محببة وغير محببة ، وأجسام شريطية وأجسام سبحية (ما هووالد **Mahawold** عام ١٩٦٣ ـــ أ) .

فى ***Dacus*** و ***Drosophila*** يعزل الجدار الداخلى لخلايا الأدمه الجرثومية طبقة داخلية غير مقسمة من السيتوبلازم وتسمى هذه الطبقة العديمه الأنوية بكيس المح **yolk sac** (شكل ١١ - ١ د) . ولكن فيما بعد تصبح هذه الطبقة ذات أنوية نتيجة لإقتحام بعض مغتذيات محيه **Vitellophages** ولكن فى النهاية تهضم مع المح بالمعى الأوسط .

ويعرف هذا النوع من التفلج الذى تنقسم فيه فقط طبقة الستيوبلازم المحيطية بالتفلج السطحى **Superficial cleavage** .

وتكون درجه نشاط الإنقسامات الغير مباشرة مرتفع جدا خلال تلك المرحله من النمو ، ولكن المدة اللازمة لإتمام دورة الإنقسام الغير مباشر تكون طويلة فى المجاميع البدائية مثال رتبة مستقيمة الأجنحة التى قد تأخذ عدة ساعات بالمقارنة بالحشرات فى المجاميع المتقدمة مثال رتبتى حرشفية وثنائية الأجنحة . ففى حرشفية الأجنحة تتم دورة كاملة للإنقسام الغير مباشر فى أقل من ساعه فى حين أنه فى ***Drosophila*** (رتبة ثنائية الأجنحة) تتم الدوره فى عشر دقائق تحت درجه حرارة ٢٥° م . وهذا الإنقسام السريع يتطلب مضاعفات سريعة للمادة الكروماتينية التى توفرها الكميات الكبيرة من DNA التى تخزن بالسيتوبلازم أثناء فترة تكوين البيض . وفى ذباب دروسفيلا ولو أن المضاعفات النوويه فى الثلاث عشر ساعه الأولى من النمو تزيد عن الألف مع زيادة مقابلة فى DNA النووى ، إلا أن إجمالى DNA بالبيضة يزداد إلى خمسة أضعاف فقط . ومن المرجح أن DNA بالسيتوبلازم يتفكك إلى حد معين قبل إدماجه بالنواة .

١١ - ٣ - ٢ مغتذيات محية

أحيانا فى كثير من الحشرات تهاجر بعض النواشط فقط إلى المحيط الخارجى للبيضة لتكون الأدمة الجرثومية ويبقى البعض الآخر فى المح ليكون خلايا محية **yolk cells** أو مغتذيات محية ***Vitellophages*** . فمثلا فى جنس ***Dacus*** يستمر وجود حوالى ٣٨ فقط من مجموع ١٢٨ نواشط فى المح لتكون مغتذيات محية أولية ويزداد عددهم إلى ٣٠٠ نتيجة إنقسامات متتالية . عادة تبدأ المغتذيات المحية فى الإنفصال بعد الإنقسام السادس أو السابع وتميز بكبر حجم النواة التى تزداد نتيجة لانقسامات غير مباشره داخلية للكروموسومات . وفى بعض مجاميع الحشرات ومن ضمنها حشرات ثنائية الأجنحة ينعكس هجرة خلايا الأدمه الجرثومية لتكوين مغتذيات محيه ثانوية بالمح . وهناك بعض الأدلة تشير إلى أن المغتذيات المحيه تنشأ من بعض الخلايا القطبية . وفى جنس ***Dacus*** تنشأ مغتذيات محيه ثالثه من الجزء الأمامى لطلائع الأمعاء الوسطى .

وتقوم المغتذيات المحية بعدة وظائف ، فتكون مرتبطة بعملية تفكيك وتحليل المح خلال مراحل التطور المختلفة واثناء إحتضان المعى للمح وتشترك فى تركيب جزء من النسيج الطلائى للمعى الأوسط . كذلك تشترك فى تكوين سيتوبلازم جديد ومسؤلة عن إنقباضات المح بإنتاج شق التسيل الموضعى اللازم لذلك .

وفى بيض حشرات رتب مستقيمه وحرشفيه وغمدية الأجنحة قد يحدث أن المح ينقسم مؤقتا بواسطة أغشية خلويه إلى كتل كبيره أو كريات بها واحده أو أكثر من المغتذيات المحيه . وهذه الكريات تكون فى بادىء الأمر قريبه من الجنين وأسفل الطبقه المصليه ثم تنتشر فى المح .

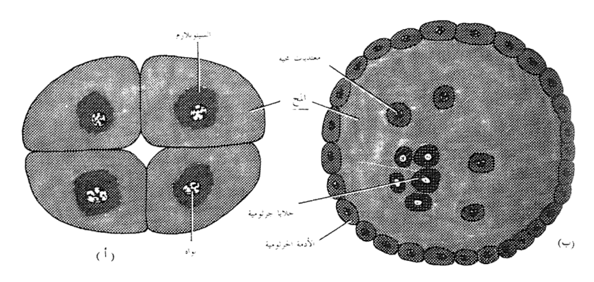
١١ - ٣ - ٣ أنواع آخرى من التفلج

القليل من بيض الحشرات لايحدث به التفلج السطحى المنتشر فى بيض معظم الحشرات ، والنظام السطحى يتميز به البيض المحتوى على كميات وفيره من المح ، ولكن فى الأجناس التى يقل بها المح يحدث فيها نوع آخر من التفلج . فمثلا بيض كولمبولا ***Collembola*** يكون به كمية قليلة من المح وينتهى من التفلج المبكر وينتج عنه خلايا بها كتلة من المح وفى منتصفها جزيرة سيتوبلازمية محتوية على نواة (شكل ١١ - ٢ هـ) . وفى جنس ***Isotoma*** يكون التفلج متساو وبالتالى ينتج منه خلايا متساويه فى الحجم ، فى حين أنه فى ***Hypogastrura*** لا يكون التفلج متساو وينتج عنه تكوين أجسام كبيرة وصغيرة ويستمر التفلج الكامل إلى حوالى مرحلة ٦٤ خلية وعندها تهاجر الأنوية بجزيرة من السيتوبلازم إلى الغلاف الخارجى وتنفصل عن المح بواسطه حدود خلويه مكونه بالتالى الأدمه الجرثومية وتكون التفلجات التالية سطحية (شكل ١١ - ٢ ب) ، وتبقى بعض الأنويه بالمح مكونه مغتذيات محيه وتختفى الحدود الأصلية بداخل المح وتبقى كتله مركزية واحدة . وتحدث بعض الأنواع النادرة من التفلج فى بيض الحشرات المتطفلة من رتبة غشائية الأجنحة .

١١ - ٣ - ٤ العوامل التى تتحكم فى التفلج وتكوين الأدمة الجرثومية

يتحكم فى بداية التفلج وهجرة الأنوية البنوية مركز التفلج **Cleavage centre** وموضعه فى منطقة مستقبل

الرأس وعموما لا يمكن تمييز مركز التفلج مرفولوجيا ولكن يميز بالمنطقة التى منها تتحرك نواة الزيجوت قبل إنقسامها وبالتالى المكان الذى تتقدم منه النواشط . يتنبه مركز التفلج غالبا بدخول الحيوان المنوى داخل البيضة .



شكل (١١ – ٢) : مرحلة الثانية خلايا فى مراحل النمو فى بيض *Isotoma* مبينا بالإنشطار الكامل . (ب) مرحلة الأدمة الجرثومية فى *Isotoma* (عن جوهانسون وبات Johannson and Butt سنه ١٩٤١) .

وفى معظم الحشرات تتحدد المحاور الأساسية للجنين قبل وضع البيضة ؛ فالطرف الخلفى للبيضة الذى يكون متجهاً إلى الأمام أو إلى أعلى عند وجود البيضة بالمبيض يصبح مكان رأس الجنين وكذلك يتوافق السطح الظهرى .

وهذا التوافق ينتج من وجود عامل توجيه ذى ترابط بالبويضة . ففى دورسفيلا تكون الرأس الجنينية دائماً بطرف البيضة المواجهة للخلايا المغذية . كذلك الخلايا الحويصلية تتميز بدرجات متفاوتة ويكون لها دور فى تحديد قطبى البيضة . فى دورسفيلا غالبا ما يتحدد المحور الظهرى – البطنى بعوامل خارج الحوصلة ، وفى معظم الحشرات تتخذ الحوصله النووية موضعا فى اتجاه الجهة الظهريه للبيضة (جيل Gill عام ١٩٦٤) .

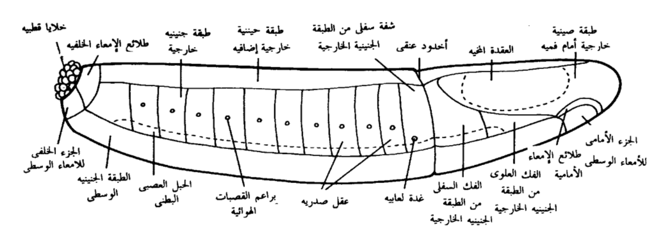
وفى الغالب تحدث تغيرات فى السيتوبلازم بين فترة النضج ومرحلة تكوين الأدمه الجرثومية . وفى البداية يبدو أن الجبلة المحيطية تثبط من الإنقسامات التالية للأجسام القطبيه ولكن لا يكون لها مثل هذا التأثير المثبط على أنوية الأدمة الجرثومية فيما بعد . بالرغم من هذه التأثيرات وبالإضافة إلى تأثيرات أخرى من السيتوبلازم فتلعب الجينات دورا فعالا فى التحكم فى التطور منذ مرحلة مبكرة (وادينجتون Waddington, عام ١٩٥٦) .

١١ – ٣ – ٥ البيض الفسيفسائى والنظامى

فى بيض بعض الحشرات من رتب ثنائيه وحرشفيه وغشائيه الأجنحة تتحدد مصير معظم اجزاء البيضة المختلفة قبل وضع البيضه ، ومن الممكن رسم الأماكن الإفتراضية فى مرحلة مبكرة ، مثل هذه تسمى بيضه فسيفسائية mosaic egg . تشير الدراسات الأوليه إلى عدم وجود أى إختلافات ملحوظة فى التركيب الدقيق بين المناطق

المختلفة ، ولكن فى دورسفيلا هناك إختلافات فى درجة نمو أجهزه الأغشية وعدد الأجسام السبحيه بخلايا السطح الظهرى والبطنى للأدمه الجرثومية (ماهووالد .Mahowald عام ١٩٦٣) .

وفى حشرات آخرى لا يتحدد مصير الأعضاء المختلفة إلا بعد مرور فترة من وضع البيض ولذا يسمى بالبيض النظامى Regulation eggs إذ يمكن أن يتكون جنين كامل حتى بعد التجريح ولكن البيض يصبح متعذر التغير بعد تكوين الأدمه الجرثومية بقليل وتحدد المناطق الرئيسيه وتثبت قبل المظاهر الثانوية .



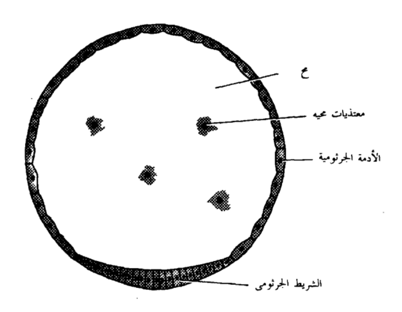
شكل (١١ - ٣) : المسافات اليرقية المفتوحة فى الأدمة الجرثومية فى ذباب جنس *Dacns* (عن أندرسون Anderson سنة ١٩٦٦) .

١١ - ٤ المراحل المبكرة من النمو الجنينى Early and development of the embryo

١١ - ٤ - ١ تكوين الشريط الجرثومى

تتكون الأدمة الجرثومية فى معظم بيض الحشرات من غلاف رفيع متجانس يحيط بالمح ، ولكن يزداد سمك هذه الطبقة فى منطقة السطح البطنى للبيضة نتيجة لزيادة الإنقسامات الخلوية به . هذا التغليظ يمثل الشريط الجرثومى أو المنتشى germ band الذى سوف ينشأ منه الجنين ، أما باق الأدمة الجرثومية فتستمر كأنسجة جنينية إضافية extra embryonic tissue . (شكل ١١ - ٤) وأحيانا كا رتبة القمل القارض Mallophaga النحل من وجنس *Apis* تبدأ الأدمة الجرثومية كطبقة سميكة ثم تقل فى السمك فيما عدا منطقة الشريط الجرثومى ، فى حين أنه فى بعض حشرات رتبة حرشفية الأجنحة تتميز الأدمة الجرثومية منذ بداية تكوينها إلى شريط جرثومى وأنسجة جنينية إضافية .

وفى البيض قليل السيتوبلازم قد يكون الشريط الجرثومى على هيئة قرص صغير أو كخط رفيع ، ثم يزداد فى الحجم ويتميز إلى جزء عريض وهو منطقة الرأس الأولية Protocephalon وجزء ضيق يمثل منطقة الجزع الأولية Protocorm (شكل ١١ - ٥ ا) ، فى حين أنه فى بيض حشرات رتبة ثنائية الأجنحة المحتوى على كميات وفيرة من السيتوبلازم تتمثل معظم الأدمة الجرثومية فى الشريط الجرثومى ولا يوجد إلا القليل فقط من الأنسجة الجنينية الإضافية (شكل ١١ - ٣) .



شكل (١١ ــ ٤) : رسم توضيحى لقطاع عرضى فى بيضة نامية موضحاً التغليظ البطنى المكون للشريط الجرثومى .

وينظم نمو الشريط الجرثومى مركزين فى *Platycnemis* (رتبة الرعاشات) ؛ فيوجد بالجهة الخلفية للبيضة مركز تنشيط activating centre ويتنبه للنشاط بوصول أنويه التفلج . وهذا ينبه انتاج مادة تنتشر إلى الأمام فى البيضة مؤديا إلى تنشيط مركز التميز differentiation centre بمنطقة الصدر المتوقعة المستقبلية .

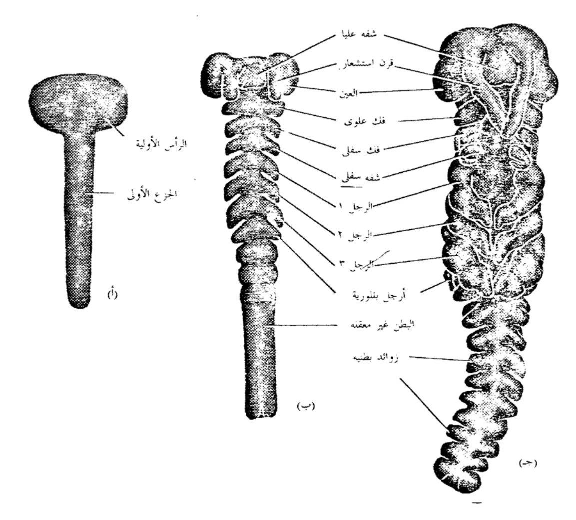
ويتحكم مركز التميز فى نمو الشريط الجرثومى عن طريق حدوث انقباضات محليه فى المح مؤديا إلى ظهور فراغات أعلى الأدمة الجرثومية ، وبتلك الفراغات ينشأ الشريط الجرثومى السميك . يلى ذلك عمليات متعاقبة مثل تكوين الطبقة الجنينية الوسطى أو الميزودرم mesoderm . والتعقيل وتكوين أعضاء تبدأ جميعا من مركز التميز وتنتشر منها للأمام والخلف ويستمر هذا المركز فى مهمته إلى أن يتم تعقيل الجنين وفى ذلك الحين يحل مراكز التعقيل Segmental centres محل وظيفة مركز التميز وتكون هذه آخر المراكز الوظيفية أثناء وجود الجنين على هيئة وحدة فردية فعالة .

١١ - ٤ - ٢ تكوين الجسم الكرى

يعتبر تكوين الجسم الكرى أو التبطين gastrulaion الوسيلة التى تنبعج فيها الطبقة الجنينيه الوسطى والطبقة الداخلية أو الأندودرم endoderm من الطبقة الجنينية الخارجية أو الأكتودرم . ولاتعد طريقة تكوين الجسم الكرى فى الحشرات بمثابة تكوينها فى مجاميع الحيوانات الأخرى (جوهانسون ، بت Johannsen and Butt) عام ١٩٤١) . فلا يحدث انبعاج عميق ، ولكن تتكون فقط طبقة خلايا داخلية أسفل الشريط الجرثومى .

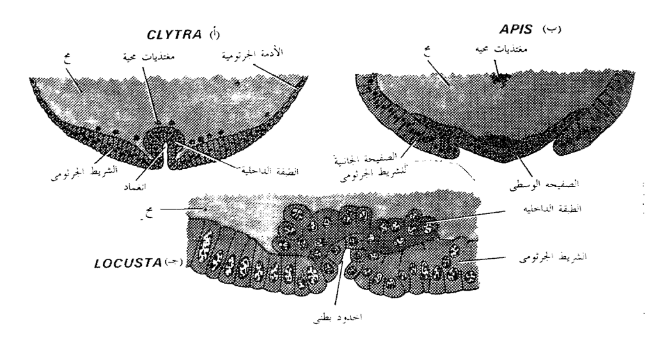
وتختلف الوسيلة التى تتكون بها الطبقة الداخلية فى مجاميع الحشرات المختلفة . فمثلا فى *Donacia* (رتبة غمدية الأجنحة) يظهر إنغماد بطول الخط الوسطى للجنين الذى يلتف لأعلى على هيئة انبوبة تتفكك فيما بعد إلى طبقه

خلايا داخليه غير منتظمة ، فى حين تقفل الطبقة الجنينيه الخارجية أسفلها (شكل ١١ - ١٦) . فى نحل العسل من جنس *Apis* تنغمد الصفيحه الوسطى أيضا للداخل ولكن بدون أن تلتف ، ثم تمتد الطبقة الجنينيه الخارجيه للداخل لتغطيها من أطرافها الجانبية (شكل ١١ - ١٦) .



شكل (١١ ــ ٥) : مراحل نمو جنينيه مبكره فى جنس *Ornithacis* مبيناً الجنين بعد إزاله الأغشية الجنينية .

فى بيض حشرات مستقيمة الأجنحة تبرز الخلايا من السطح العلوى للشريط الجرثومى إما على السطح الكلى كما فى النطاطات أو على امتداد الخط الوسطى ومنها تنتشر لتكون الطبقة الداخلية كما فى الجراد من فصيلة ***Acrididae*** (شكل ١١ - ٦ جـ) وفى هذه الحالة يظهر أخدود مؤقت على السطح البطنى الذى قد يمكن تمثيله بالثقب الجرثومى **Blastopore** فى حيوانات أخرى . وفى بيض ***Isotoma*** تنقسم جميع خلايا الأدمه الجرثوميه عرضيا لتكون طبقة داخليه على امتداد السطح الداخلى كليا (شكل ١١ - ١٣) . تهاجر خلايا الطبقة الداخلية فيما بعد إلى منطقة الشريط الجرثومى وبالتالى تتركب الأغشية الغير جنينية من طبقة واحده من الخلايا (جوهانسون ، بت **Johannsen and Butt**) عام ١٩٤١) .



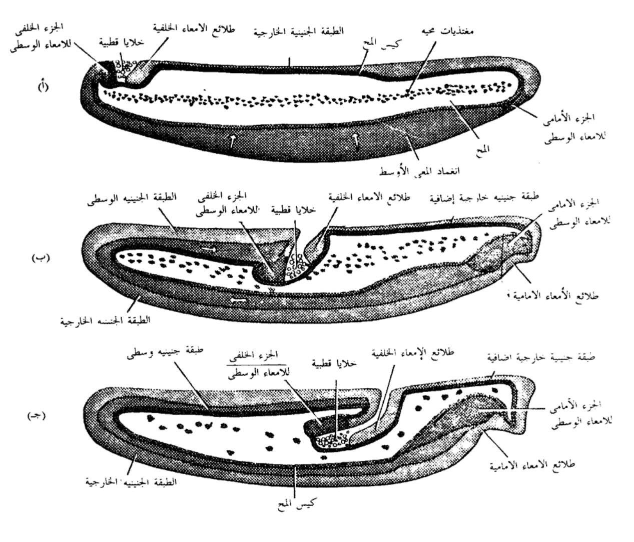
شكل (١١ ــ ٦) : طرق مختلفة لتكوين الجسم الكرى : (أ) إنغماد فى *Clytra* (رتبة غمدية الأجنحة) (ب) فرط النمو فى *Apis* (جـ) تكاثر الخلايا فى *Locusta* .

وفى بيض الحشرات من رتبة ثنائية الأجنحة تشبه المرحلة الأخيرة من تكوين الجسم الكرى ظاهرياً مثيله فى الحيوانات الأخرى حيث تظهر براعم مؤخر المعى الأوسط **Posterior midgut rudiment** غائرة فى المح . تبدأ إنغمادات الطبقة الجنينية الوسطى على طول السطح البطنى ولكن امتداد الطبقة الجنينية الوسطى والطبقة الجنينية الخارجية التى تصل لتغليفها تدفع انغمادات براعم مؤخر المعى الأوسط ومستقبل المعى الخلفى **Proctodeum** إلى الأمام على السطح الظهرى للجنين (شكل ١١ – ٧ أ ، ب) . يحمل إنغماد مستقبل المعى الخلفى براعم مؤخر المعى الأوسط عميقاً بالمح (شكل ١١ – ٧ جـ) وتنغمد عناصر الطبقة الجنينية الوسطى والطبقة الجنينية الداخلية عادة فى نفس الوقت ، حيث أن طرف الطبقة الوسطى تمثل الطبقة الجنينية الداخلية وينشأ منها المعى الأوسط .

وفى أجناس آخرى مثال *Tenebrio* تنشأ الطبقة الجنينيه الداخلية مستقلة وتكون هذه الإختلافات غالبا نتيجة لإختلاف توقيت النمو وتتناسب مع إنغماد مستقبل المعى الأمامى ومستقبل المعى الخلفى (إيثام .Eastham) عام ١٩٣٠) .

١٥ – ٤ – ٣ تكوين الأغشية الجنينية

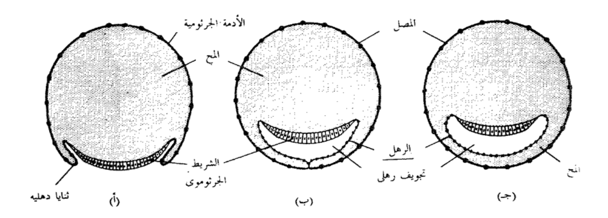
لا يبقى الشريط الجرثومي مكشوفا على السطح المح لكن يغطى بطبقة أو أكثر من الأغشية الجنبية . فبعد تكوين الشريط الجرثومي بقليل ينشأ من حوافه ثنيتان رهليتان (شكل ١١ – ٨ أ) تمتدان تجاه بعضهما بالسطح البطنى أسفل الجنين إلى أن تتقابلا وتلتحما معا فى الخط الوسطى البطنى (شكل ١١ – ٨ ب) وبهذا يقع الجنين على سطح ظهرى لتجويف صغير يُسمى بالتجويف الرهلى **amniotic cavity** الذى يتحدد بغشاء دقيق يعرف بالرهل



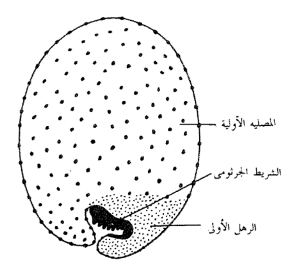
شكل (١١ ــ ٧): قطاع طولى فى جنين *Dacus* . (أ) بعد ٨ ساعات من وضع البيضة . (ب) بعد ٩ ساعات من الوضع . (جـ) بعد ١٢ ساعة من الوضع . الأسهم تشير إلى حركة الإمعاء الوسطى .

أما الغشاء الدائرى خارج المح يُعرفَ بالمصل Serosa وقد يبقى الرهل والمصل على اتصال بمكان التحام amnion الثنايا الجنينية ، (شكل ١١ – ٨ جـ) أو قد ينفصلان تماما ويغور الجنين بداخل المح وفى هذه الحالة يخترق المح المساحة بين غشائى الرهل والمصل (شكل ١١ – ٧ جـ) .

ولا يحدث إنقسامات خلويه بالمصل ولكن قد تحدث به إنقسامات غير مباشرة داخليه وبالتالى تصبح النواه كبيره الحجم كما فى جنس *Gryllus* (رتبة مستقيمة الأجنحة) حيث تزداد كميه DNA بنحو أربعه أمثالها عنها فى انويه الشريط الجرثومى .



(شكل ١١ — ٨) رسم توضيحى مبينا مراحل تكوين التجويف الرهلى .
(أ) ثنايا جانبيه تبدأ فى النمو فوق الشريط الجرثومى . (ب) ثنايا جانبية تتقابل أسفل الشريط الجرثومى . (جـ) طبقتى الرهل والمصل منفصلتان ، وينغمد الجنين فى المح .



شكل (١١ — ٩) : مرحلة مبكرة فى إنغماد الشريط الجرثومى فى *Machilis* (عن جوهانسون وبات **Johannsen and Butt** سنه ١٩٤١) .

وفى حشرات رتبة ذات الذنب الشعرى **Thysanura** لا ينفصل الجنين عن التجويف الرهلى ولكن ينغمد بداخل المح فى حين أن الأغشية الجنينية الإضافية تتميز إلى منطقة خلويه ذات نوايا صغيرة متجاوره للجنين .

ومنطقة خلويه ذات أنويه كبيرة حول باق البيضة (شكل ١١ — ٩) . ومن التشابه الظاهرى للرهل والمصل تسمى هذه المنطقتين الرهل الأولى Proamnion والمصل الأولى Proserosa .

وفى بيض حشرات تحت رتبة Cyclorrhapha (رتبة ثنائية الأجنحة) يشغل الجنين معظم حيز البيضة منذ بداية تكوينه وفى هذه الحشرات يكون الرهل أثرى والمصل غائب .

وفى النطاطات Tettigoniids بعد تمام تكوين الرهل والمصل تتكون أغشية جنينية إضافية نتيجة لزيادة سمك المصليه أعلى رأس الجنين وتعرف بالقميص indusium . وهذه تنغمد فى المصليه وتنفصل فى صوره طبقة داخليه وأخرى خارجيه وتضغط بين طبقه المصل والمح وتحيط بالبيضة ككل فيما عدا منطقة القطب العلوى لها وتستمر الطبقة الخارجية للقميص إلى حين فقس البيض وخروج اليرقات أما الطبقة الداخلية فتقوم بدور طبقه المصل كالتى توجد فى الحشرات الأخرى ، وبعد إلتحامها مع الرهل تتحلل أثناء الحركات الجنينيه Blastokinesis ويوجد تركيب مشابه فى جنس *Siphanta* (رتبة نصفيه الأجنحة المتشابه) وكذلك بصوره أقل تطورا فى حشرات أخرى .

وفى بيض الحشرات رتبة مستقيمة الأجنحة تفرز المصليه للخارج جليدا . وفى النطاطات تتكون طبقة ثانية من إفراز غشاء القميص الداخلى .

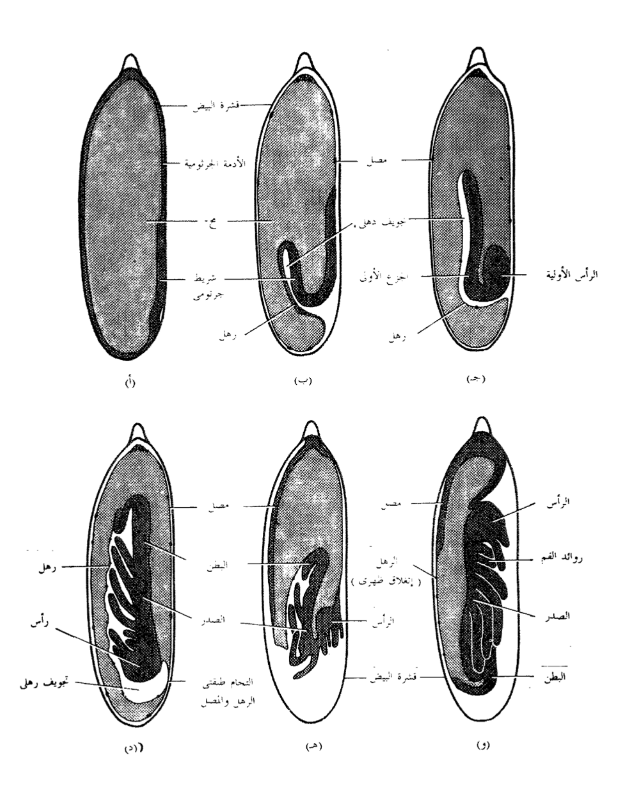
فى رتبة غمديه الأجنحة توجد طبقة تحت مصليه Subserosal layer فى حين أنه فى جنس *Isotoma* فيتكون الجليد من طبقتين على التوالى حول كل البيضة (شكل ١١ — ١٣) .

١١ — ٥ حركة الجنين Blastokinesis

١١ — ٥ — ١ الحركه الجنينيه

فى الرتب الأوليه للحشرات يكون الجنين صغير الحجم نسبيا بالمقارنه بحجم البيضة ، وفى كثير من هذه المجاميع يقوم الجنين بحركات مكثفة ومنظمة بداخل المح . وتعرف كل عمليات الإزاحه ، والدوران والإلتفاف للجنين داخل البيضة فى مجموعها بالحركه الجنينية Blastokinesis . وقد تتميز هذه الحركات إلى حركات اعتدال وحركات إنقلاب anatrepsis and Katatrepsis وهذه الإصطلاحات تشير إلى أنواع مختلفة من الانشطة فى مجاميع الحشرات . فمثلا فى Acrididae يشير الأنقلاب Anatrepsis إلى حركه الجنين بعيد عن القطب السفلى للبيضة فى حين يرمز الإعتدال katatrepsis إلى الحركه التى تنقل الجنين من السطح البطنى إلى السطح الظهرى للبيضة (رونوال ,Roonwal عام ١٩٣٧) .

وتختلف مدى الحركه الجنينيه فى أجناس الحشرات ففى رتبة الرعاشات و فوق فصيلة Teffigonoidea تكون هذه الحركات واسعة فمثلا جنس *Agrion* (رتبة الرعاشات) يكون الشريط الجرثومى على السطح البطنى للبيضة (شكل ١١ — ١٠ ا) وينغمد طرفه السفلى فى المح ويتكون خلال ذلك الرهل (شكل ١١ — ١٠ ب ، حـ) وأخيرا ينقلب الجنين بالكامل فى المح وتتجه رأسه جهه القطب السفلى للبيضة (شكل ١١ — ١٠ د) .



شكل (١١ — ١٠) : مراحل النمو الجنينى فى جنس *Agrion*
(عن جوهانسون وبات سنه ١٩٤١)

يستمر التحام المصليه والرهل عند رأس الجنين ولكنهما يتمزقان فيما بعد عند هذه النقطة . ثم يلتف الجنين ويعود إلى وضعه الأصلى فى حين أن الأغشيه الجنينيه الإضافيه تقل فى الطول وتزداد فى السمك (شكل ١١ - ١٠ - هـ ، و) وتحدث حركات مماثله فى النطاطات ولكن الطبقة الداخليه للقميص تحل محل المصليه .

فى فصيلة Acrididae تكون الحركات الجنينية أقل حدوثا . فالجنين يتحرك أولا فى البيضه مبتعداً عن القطب السفلى ولكن يظل على السطح البطنى للبيضة ، والرهل والمصليه تلتحمان ثم تتمزقان ويمر الجنين من خلال المح إلى السطح الظهرى للبيضه . فى بعض حشرات رتبه غمديه الأجنحة مثال جنس *Chrysomela* ، تكون الحركات الجنينيه محدوده حيث ينغمد زيل الجنين مؤقتا فى المح ثم يعود إلى السطح ثانيا . أما فى حشرات رتبة ثنائية الأجنحة فلا يتم بها حركات جنينه .

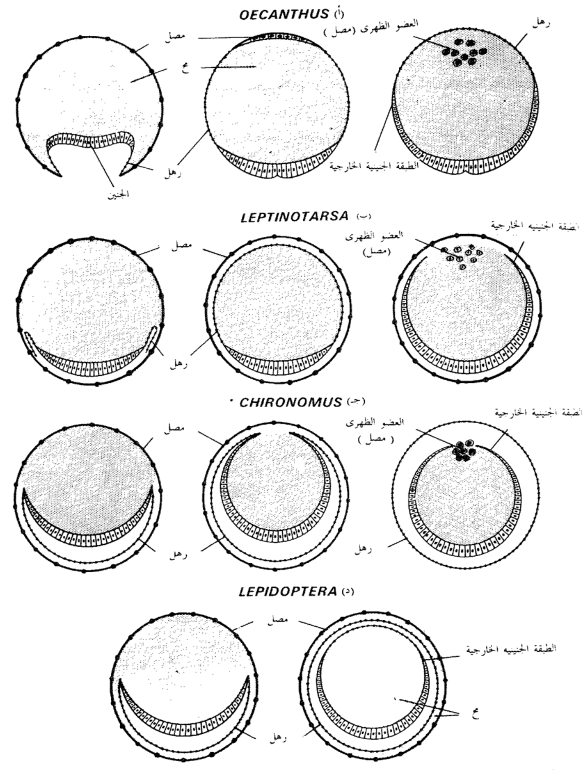
والميكانيكيه التى تحدث بها هذه الحركات غير معروفه بالضبط ولكن يبدو أن هناك قوه دفع تنشأ من الشريط الجرثومى حيث أن الحركات الكثيفة تستمر فى الحدوث بالرغم من الإتلاف التجريبى للأغشيه الجنينيه الإضافيه .

١١ - ٥ - ٢ الانغلاق الظهرى

فى كثير من الحشرات أحد نواتج حركه الجنين هو انعكاس الوضع النسبى بين الجنين والمح . فى بادىء الأمر يقع الجنين على أو بداخل المح ولكن عند الانتهاء من الحركات الجنينيه ينحصر المح بداخل الجنين ، وهذا يتم نتيجة تكوين الغلاف الظهرى للجنين . هذه العمليه يمكن تميزها إلى مرحلتين : المرحله الأولى او التمهيديه يحدث فيها انغلاقاً ظهرى من الأغشية الجنينيه الإضافيه نتيجة الحركه بالجنينيه وفى المرحلة الثانية تستبدل الأنسجه التمهيديه بأنسجه الطبقة الجنينيه الخارجيه التى تنمو من كلا الجانبين إلى اعلى لإتمام الإنغلاق الظهرى النهائى .

يلاحظ اختلاف طرق اتمام الإنغلاق الظهرى . فى حشرات رتبة مستقيمة الأجنحة حيث ينتج من حركه الجنينيه تغليفا للمح بواسطة الرهل والمصليه (شكل ١١ - ١١ ا) وينكمش الرهل والمصليه اثناء نمو الطبقة الجنينيه الخارجيه إلى أعلى لاستبدال الإنغلاق التمهيدى للرهل والمصليه ويقتصر وجودهما على المنطقة امام الظهريه ثم إخيرا تنغمد المصليه فى المح على هيئة انغماد انبوبى (شكل ١١ - ١٢) . هذه تمثل العضو الظهرى الثانوى Secondary dorsal organ الذى يهضم فى النهاية بالمعى الأوسط .

وفى حاله غياب الحركه الجنينيه يتم الإنغلاق الظهرى باعاده ترتيب الأغشيه الجنينيه مع إبقاء الجنين مستقر نسبيا . ففى جنس *Leptinotarsa* (رتبة غمديه الأجنحة) وبعض حشرات أخرى من فصيلة Chrysomelidae ينحل الرهل بداخل المصليه (شكل ١١ - ١١ ب) ويستبدل فيما بعد بواسطه الطبقه الجنينيه الخارجيه فى حين أن المصليه تستمر سليمه كغشاء كامل من الخارج . أما فى جنس *Chironomus* ينمو الرهل ظهريا مع الطبقة الجنينيه الخارجيه سويا حيث تقوم الطبقة الجنينيه الطبقة الجنينيه الخارجيه بالإنغلاق الظهرى فى مرحله مبكره فى حين أن الرهل يكون غشاء خارجيا كاملا (شكل ١١ - ١١ جـ) وتنغمد المصليه وتتحلل وتتم نموات للأغشيه مماثله فى رتبه حرشفيه الأجنحه وفصيلة Tenthredinidae ولكن مع بقاء المصليه بحيث توجد طبقة من المح حول الجنين محصوره بين غلا فى الرهل والمصل (شكل ١١ - ١١ د) وهذه تستعملها اليرقه كأول غذاء لها عند القفس .

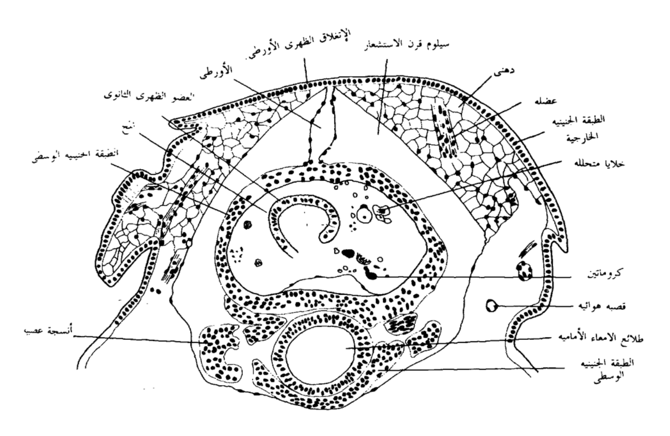


شكل (١١ ــ ١١) : رسم توضيحى مبينا الإنغلاق الظهرى ومصير الأغشية الجنينيه فى :(أ) *Oecanthus* (رتبة مستقيمة الأجنحة (ب) *Leptinotarsa* (رتبة غمدية الأجنحة) . (جـ) *Chironomus* (رتبة ثنائية الأجنحة) و (د) *Lepidoptera* رتبة حرشفية الأجنحة .

١٨ - ٣ - ٤ العضو الظهرى

بعد إتمام الإنغلاق الظهرى تنغمد ثم تتحلل الأغشيه المكونه للإنغلاق التمهيدى فى المعى الأوسط ويسمى التركيب المؤقت الذى يتكون من هذه الأغشيه العضو الظهرى الثانوي Secondary dorsal organ (شكل ١١ - ١٢) ومن المهم التفريق بينه وبين العضو الظهرى الأولى Primary dorsal organ الكامل النمو فى بيض حشرات Apterygota . وفى جنس *Isotoma* يبدأ ظهور العضو الظهرى الأولى فى القطب الأمامى للبيضه بعد تكوين الطبقة الداخليه (شكل ١١ - ١٣) . وبتلك النقطه تظهر خلايا الطبقة الجنينيه الخارجيه غائره وتصبح ذات فجوات تدل على وجود نشاط غدى وقد يكون هذا العضو مسئولا عن انسلاخ الجليد الذى يتكون حول كل البيضه فى مرحله مبكره .

وفى وقت الإنغلاق الظهرى للجنين يمر العضو الظهرى الأولى بداخل القناه الهضميه ويهضم بها . وتراكيب مماثله أقل نموا تظهر فى جنين بعض الخنافس وفى نحل العسل من جنس *Apis* .



شكل (١١ - ١٢) : قطاع عرضى فى النصف الظهرى فى جنين حشرة *Ornithacris* بعد اكتمال الإنغلاق الظهرى .

١١ - ٦ تطور الأعضاء المكونة للأجهزة

Development of organ Systems

١١ - ٦ - ١ الزوائد

يمثل الجدار الخارجى للجنينه الطبقه الجنين الخارجيه وتنشأ منها الزوائد كنموات للخارج من الجدار وتوجد الشفه العليا أمام مستقبل المعى الأمامى Stomadoeum وعلى كلا جانبى الرأس الأوليه Protocephalon توجد أثار قرون الاستشعار (شكل ١١ - ٥ ب) . ثم يتم تعقيل منطقة الجزع الأوليه Protocorm وفى رتب الاوليه تمتد كل عقله جانبيا لتكون برعما لأحد الزوائد . وخلف منطقة الرأس الأوليه مباشره توجد البراعم الناميه للفكوك السفليه والفكوك العلويه والشفه السفلى وتنشأ الأخيره على هيئة زوج من الأطراف التى تلتحم فيما بعد فى الخط الوسطى لتكون الشفه السفلى بشكلها النهائى .

وتكون زوائد الثلاث عقل التاليه أرجل الحشره وهذه تزداد فى الطول وتنطوى ويظهر بها أخدود حيث ينشأ بها التعقيل فيما بعد (شكل ١١ - ٥ حـ) .

وبالمقارنه تختفى الزوائد البطنيه إلا فى بعض الحشرات حيث ينمو من الحلقه الثامنه والتاسعه زوائد تشترك فى تكوين آله وضع البيض وزوائد الحلقه الحاديه عشر تكون الأقلام التناسليه وفى حشرات رتبه مستقيمة الأجنحة وبعض الرتب الأخرى تبقى بعض الزوائد الحلقه البطنيه الأولى لفترة (شكل ١١ - ١٥) وتعرف هذه بالأرجل البلوريه Pleuropodia وفى رتبه مستقيمة الأجنحة تحمل الأرجل البلوريه منطقة طرفيه تتضخم بها خلايا وتفرز الإنزيم الذى يهضم الطبقة المصليه الداخليه للجليد التى تتحل وتتمزق عند فقس البيض . والأرجل البلوريه فى الحشرات من جنس *Belostoma* (رتبة نصفيه الأجنحة الغير متجانسه) قد تقوم بنفس الوظيفه حيث تنغمر داخل الجسم ولا يظهر سوى اطرف الخلايا من تجويف اسطوانى الشكل . ويصل إلى أقصى تنمو قبل الفقس مباشرة .

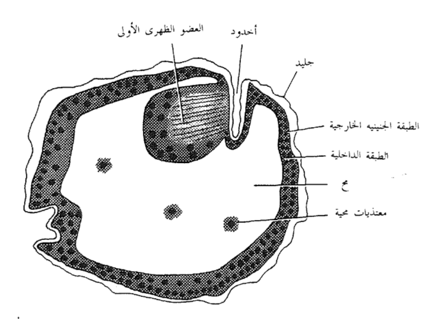
فى جنس *Hesperoctenes* (رتبة نصفيه الأجنحة الغير متجانسه) تكون البيضه خاليه من المح وكذلك قشره البيضه تكون غائبه حيث ينمو الجنين بداخل جسم الحشره الأم ويحصل الجنين على الغذاء اللازم من الأم عن طريق مشيمة كاذبه Pseudoplacenta تنشأ من الأرجل البلوريه .

وللأرجل البلوريه وظائف متعدده فى رتبة غمديه الأجنحه ولكن فى رتبه جلديه الأجنحة وغشائيه الأجنحة وحرشفيه الأجنحة تظهر فقط على هيئة حلمات صغيره سرعان ما تختفى (هوسيى Hussey,) عام ١٩٢٧) .

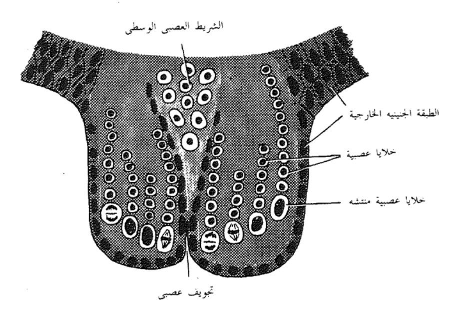
١١ - ٦ - ٢ الجهاز العصبى

ينشأ الجهاز العصبى كتغليظ فى الطبقة الجنينيه الخارجيه على كلا جانبى الخط الوسطى للجسم من خلايا الطبقه الجنينيه الخارجيه التى تنقسم جانبيا وتنعزل منها خلايا كبيره تسمى خلايا عصبيه منتشه Neuroblasts تنقسم عده مرات على نفس المستوى لتكون عمودا من خلايا عصبيه بزوايه قائمه على السطح (شكل ١١ - ١٤) . وعاده

تتكون أربعه أو خمسه أعمده من خلايا عصبيه على جانبى الخط الوسطى بالإضافة إلى صف أوسط يتكون منه الحبل العصبى الوسطى Median neural strand فيما بعد . وفى جنسى *Pieris* و *Musca* لا تنقسم الخلايا البنويه للخلايا العصبيه المنشه مره آخرى ولكن فى جنس *Apis* و *Calandra* تمر بعده انقسامات عرضيه .



شكل (١١ - ١٣) : قطاع فى مرحلة مبكرة من نمو جنين Lsotone - موضحا العضو الظهرى الأولى (عن جوهانسون وبات Johannsen and Butt سنة ١٩٤١) .



شكل (١١ - ١٤) : قطاع مار فى الحبل العصبى النامى موضحا خلايا عصبية منشه مع خلايا بنويه .
(عن جوهانسون وبات Johannsen and Butt سنة ١٩٤١)

واثناء تعقيل الجنين يبدأ تميز العقد العصبيه ganglia . بمنطقة الرأس الأوليه تنشأ ثلاث مجاميع مزدوجه من الخلايا العصبيه المنتشه التى تمثل المخ الأول Protocerebrum والمخ الثانى Deutocerebrum والمخ الثالث Tritocerebrum وبالإضافة إلى ذلك فعند اكتمال تعقيل الجسم يمكن تميز سبعه عشر عقده عصبيه خلف شفويه ، ثلاثه منها فى العقل الفكيه وثلاثه فى الصدر وإحدى عشر فى البطن . ويلتحم العقد العصبيه الثلاثه الاولى دائما لتكون عقده عصبيه تحت مريئيه Suboesaphageal ganglion ، كذلك قد تلتحم بعض العقد فى البطن وتختلف درجات هذا الالتحام فى اجناس الحشرات وتنشأ الفصوص البصريه Optic lobes ، التى تصبح مرتبطة بالمخ الأول ، مستقله من العقد العصبيه ولا تحتوى على خلايا عصبيه منتشه ولوان خلايا كبيره مماثله تظهر بها تنشأ فى رتبه مستقيمة الأجنحة عن طريقه انفصال طبقى من تغليظ الطبقة الجنينيه الخارجيه التى ستكون العين .

ويغلف الجهاز العصبى بغلاف يفرز الصفائح العصبية Neural lamella . وتنشأ الخلايا المكونه للغلاف غالبا من الطبقة الجنينيه الخارجيه حيث غالبا تستمد من خلايا العقد العصبيه الخارجيه (أشهورست ,Ashhurst عام ١٩٦٥) .

تنشأ العقد العصبيه للجهاز العصبى السيمبثاوى Stomatogastric System من الطبقة الجنينيه الخارجيه للقناة الهضميه الاماميه . أما الاعضاء الحسيه فتنشأ من تحورات فى طبقة فوق البشرة Epidermis .

١١ - ٦ - ٣ اعضاء اخرى تنشأ من الطبقة الجنينيه الخارجيه

ينشأ الجهاز القصبى كانغماد مزدوج على العقل ويتخذ شكل حرف T ويلتحم اضلع حرف T المجاوره للعقل لتكون الأجزع الطوليه وتنشأ انغمادات أخرى منها لتكوين الافرع الأدق للجهاز القصبى .

وتنشق خلايا الدم الخمريه Oenocytes من طبقه فوق البشره فى كل العقل البطنيه ، فيما غدا الحلقتين الآخرتين غالبا .

١١ - ٦ - ٤ الجليد الجنينى

فى الحشرات التابعه للرتب ذات التطور النصفى وعلى الأقل فى بعض الحشرات التابعه لرتب شبكيه الأجنحة ، غمديه الأجنحة ، حرشفيه الأجنحة وتفرز الجليد بعد الانتهاء من الحركه الجنينيه بقليل . وهذا الجليد الجنينى Embryonic cuticle ينفصل من طبقة فوق البشرة ويفرز مكانه جليد اول طور حشرى ولكن لا يطرح الجليد الجنينى ويستمر حول الجنين إلى وقت الفقس وأهميه الجليد الجنينى غير معروفه ولكن المرحله التى يظهر بها تعبر عن تكوين الطور الأول اليرق الحقيقى ولكن لايعد من ضمن الأعمار اليرقيه .

وتشير دراسات مولر Mueller عام ١٩٦٣) . أن حشرات فصيله Acrididae وجنس ***Dysdercus*** (رتبه نصفيه الأجنحه الغير متجانسه) يتكون جليد رقيق جدا قبل ظهور الجليد الجنينى كذلك يظهر تركيب مماثل فى ***Hyalophora*** (رتبة حرشفيه الأجنحة) . وهذا الجليد الرقيق يطرح عند تكوين الجليد الجنينى الأصلى بحيث أن الآخير يصبح الجليد الجنينى الثانوى .

١١ - ٦ - ٥ الطبقة الجنينيه الداخلية أو الميزودرم وتجاويف الجسم

تنشأ الطبقة الجنينيه الداخليه أو الميزودرم من الطبقه الداخليه وتتركب فى شريطين جانبين يمتدان بطول الجسم ويتصلان فوق الخط الوسطى للجسم بواسطه طبقة رقيقة من الخلايا . وفى رتب الحشرات الأوليه يظهر حلقات بالشريط الجانبى وتنقسم تبعا لذلك إلى قطع جسميه Somites ولكن فى رتب حرشفيه الأجنحه وغشائيه الأجنحه لا تنفصل القطع الجسميه عن بعضها وفى حشرات Cyclorrhapha هناك احتمال لعدم ظهور حلقات فى الطبقة الجنينيه الوسطى كما فى جنس *Dacus* فأشرطه الطبقه الجنينيه الوسطى لا يحدث بها تقسيم حلقى إلا عند تميزه إلى الأعضاء النهائيه المرتبطه بالطبقة الجنينية الخارجيه وفى الرتب الأوليه تبدو الطبقه الجنينيه الوسطى فى منطقة الرأس الأوليه فى وضعها الاصلى ولكن فى الرتب الأكثر تقدما يتحرك إلى الأمام من الوضع خلف الشفوى .

وتظر التجاويف التى تمثل تجاويف سيلوميه Coelom بالطبقة الجنينيه الوسطى المصمته (شكل ١١ - ١٥) وهذه التجاويف إما أن تنشأ من شق فى القطع الجسميه كما فى جنس *Carausius* و *Formica* (رتبة غشائيه الأجنحة) أو عن طرق التفاف الطبقه الجنينيه الوسطى المصمته إلى اعلى لتغلف تجويفاً كما فى جنسى *Sialis* *Locusta* . وفى حشرات رتبه نصفيه الأجنحه الغير متجانسه يبقى الأكياس السيلوميه مفتوحه مكونه جيب فوق عصبى epineural Sinus فى حين أنه فى حشرات رتبة ثنائية الأجنحه تكون التجاويف السيلوميه غائبه .

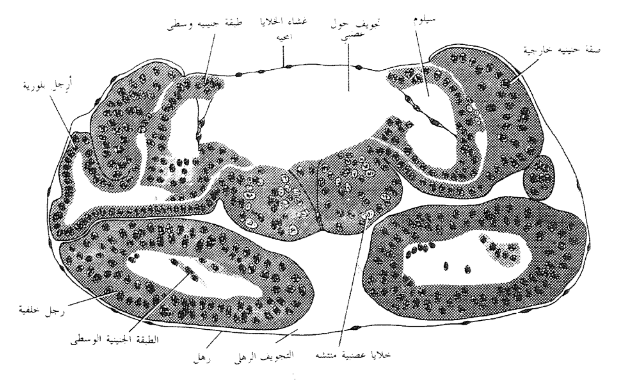
وفى حاله وجود التجاويف السيلوميه ، فيوجد زوج منها فى كل عقله فى منطقة الجزع الاوليه أما فى منطقة الرأس الاوليه فيظهر زوج فى العقلة الحامله لطلائع الفكوك العلويه وقرون الاستشعار وأحيانا يظهر زوج أو زوجين من التجاويف أمام قرن الاستشعار . أما فى رتبه مستقيمه الأجنحه وغمديه الأجنحه فتندمج التجاويف الصدريه والبطنيه مكونه انبويه على كل جانب .

واثناء تكوين التجاويف السيلوميه يتكون تجويف الجسم الأولى حيث ينشأ كمساحه بين السطح العلوى للجنين والمح . ويسمى هذا التجويف بالجيب فوق عصبى epineural Sinus وفى رتبه مستقيمة الأجنحة وجنس قمل الانسان من جنس *Pediculus* (Siphunculata) يغلف التجويف ظهريا بواسطة طبقة خاصه مكونه غشاء خلايا المح (شكل ١١ - ١٥) .

وتفكك جدر الاكياس السيلوميه عندما تتميز الطبقة الجنينيه الوسطى المكونه لها ، لتكون عضلات وأنسجة أخرى . نتيجه لذلك تندمج التجاويف السيلوميه والجيب فوق عصبى بحيث يصبح تجويف الجسم مشتركا أو ما يطلق عليه تجويف دموى haemocoel وتكبر بعض الاكياس السيلوميه خصوصا المرتبطة بقرون الاستشعار بدرجه ملحوظة ويكون لها دور اساسى فى تكوين التجويف النهائى .

وبعد الانتهاء من الحركه الجنينيه وعند تكوين الإمعاء الوسطى تمتد الطبقة الجنينيه الوسطى من الجهه الظهريه بين جدار الجسم والقناه الهضميه بحيث يمتد تجويف الجسم إلى أن يحيط بالقناه الهضميه كليا .

ويكون الجدار الخارجى للاكياس السيلومية كالآتى :العضلات الجسميه Somatic muscles والحاجز الظهرى والخلايا حول قلبيه Pericardial cells والجسم تحت المرئ Suboesosphageal body . ويوجد الجسم الآخير . فى حشرات رتب Orthoptera, Plecoptera, Isoptera, Mallophaga, Coleoptera Lepidoptera



شكل (١١ — ١٥) : قطاع عرضى مائل فى مرحلة مبكره من نمو جنين *Orrithacris* فى هذه المرحلة الجنينية يكون مغمور تماما فى المح .

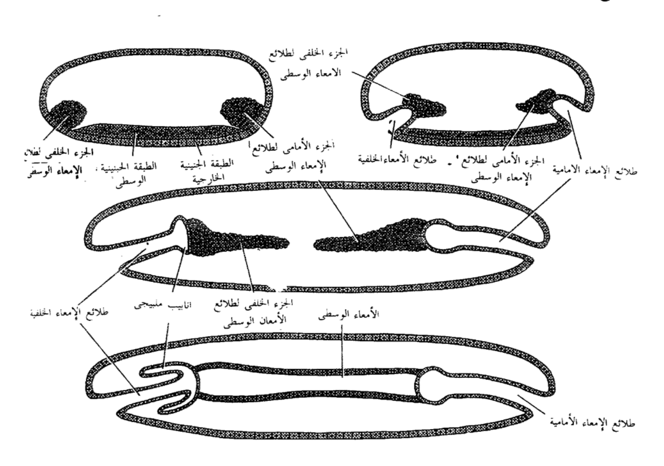
ويتكون من عدد من الخلايا الكبيره ثنائيه النواه وهذه الخلايا توجد بتجويف الجسم وعلى ارتباط بالطرف الداخلى للمعى الامامى . ثم يظهر تجاويف بالخلايا وعاده تختفى قبل فقس البيض مباشره ولكن فى رتبه **Isoptera** تستمر إلى أن تصل الحشره إلى الطور الكامل ويعتقد أن هذه الخلايا متعلقه بالاخراج النتروجينى ولكن يعتقد Kessel (1961) أنها متعلقه بتفكيك المح .

ويكون الجدار الداخلى الاكياس السيلوميه العضلات الحشويه والغدد التناسليه والجسم الدهنى وتنشأ خلايا الدم أيضا من الطبقة الجنينيه الوسطى (أولمان Ulmann) عام ١٩٦٤) . ويكون القلب من خلايا خاصه تسمى طلائع الخلايا القلبيه **Cardioblasts** التى تنشأ من زاويه علويه للأكياس السيلوميه فى حين تنشأ الأورطى من الجزء التقريبى الوسطى لجدارى الكيسين السيلومين لقرن الاستشعار . (شكل ١١ — ١٢) .

١١ — ٦ — ٦ القناه الهضمية

تنشأ القناه الهضميه الأماميه والخلفيه فى مرحله مبكره من النمو على هيئة انغماد للطبقة الجنينيه الخارجيه مكونه مستطيل أو طلائع الامعاء الاماميه **Stomodaeum** والامعاء الخلفيه **Proctodaeum** (شكل ١١ — ١٦) . ومتفق عليه الآن ان المعى الاوسط ذات منشأ ثنائى القطب (جوهانسون ، بت **Johannsen & Butt**) عام ١٩٤١) . فتتكون كأشرطه من الطبقة الجنينيه الوسطى التى تنمو من براعم فى كلا طرفى الجسم وتغلف المح

(شكل ١١ - ١٦) . تكون الامعاء الوسطى فى بادى الأمر مسدوده من الجهه الأماميه والخلفيه بواسطة أطراف طلائع الامعاء الاماميه والخلفيه ولكن هذه الأطراف تنحل قبل فقس الحشره .



شكل (١١ - ١٦) : رسم توضيحى مبينا نشأة الإمعاء الوسطى (عن هنسون سنه ١٩٤٦) .

وتنشأ أنابيب ملبيجى من طرف طلائع (مستقبل) الامعاء الخلفيه . عاده تنشأ ٢ - ٣ أزواج فى المرحله الجنينيه ولكن قد يتم تكوين اعداد أخرى منها فى الطور اليرقى (سافوج Savoge عام ١٩٥٦) . أما (هنسون Henson عام ١٩٣٢)فيعتقد أن أنابيب ملبيجى تنشأ من الطبقة الجنينيه الداخليه ولكن لا يوجد اثبات قاطع على ذلك (سريفاستافا ، خار Srivastava & Khare, عام ١٩٦٦) .

١١ - ٦ - ٧ الجهاز التناسلى

فى حشرات رتب ثنائية الأجنحة ، وغمديه الأجنحة ، وغشائيه الأجنحة تتميز الخلايا فى مرحله مبكره من النمو الجنينى المسؤله عن تكوين الخلايا الجرثوميه بالغدد التناسليه وتقع هذه الخلايا فى القطب الخلفى البيضه فى منطقة بالستيوبلازم وتسمى البلازما القطبية pole plasm وتختلف عن غيرها بوجود حبيبات تسمى الحبيبات القطبية Polar granules وتكون غنيه RNA هذه الحبيبات تتميز اثناء تكوين البويضات وفى *Drosophila* تبدو فى بادىء

الأمر على هيئة أجسام صغيره تتلامس مع الاجسام السبحيه وتزداد فى الحجم . بعد الإخصاب تفقد الاتصال بالاجسام السبحيه .

وبوصول الأنويه التفلجيه إلى منطقة البلازما القطبية تحاط بالحبيبات القطبية وتكون مائلة للإلتحام . وفى حشرات فصيله Nematocera وعدد النواشط التى تهاجر إلى البلازم القطبية يكون ثابتا فى الجنس الواحد . فمثلا واحدة فقط فى جنسى ***Miasler, Wachtiella*** ، واثنين فى جنس ***Sciare*** وسته فى جنس ***Culex*** .

ولكن يختلف العدد فى معظم حشرات التابعة لتحت رتبه Cyclorrhapha فعلى سبيل المثال يتروواح ما بين ٣ و ١١ فى ***Drosophila*** . وتنقسم هذه الأنويه ويصل عددها مثلا إلى ثمانية فى جنس ***Miastor*** أو أربعون خليه قطبيه فى درو سفيلا . وتوجد هذه الأنويه خارج الأدمه الجرثوميه أو كما فى جنس ***Dacus*** توجد فى فتحه قطبيه دائريه بالأدمه الجرثوميه (شكل ١١ - ٣) .

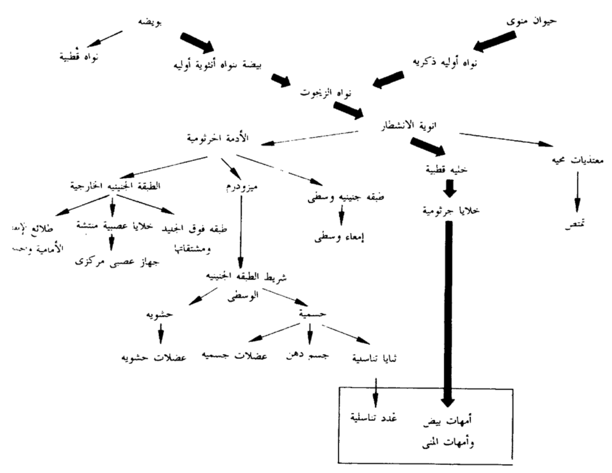
يبدو ان البلازما القطبية تمنع إزالة الكروماتين من النواه كالذى يتم فى باقى أجزاء البيضة . فمثلا فى ***Wachtielle*** تحتوى الأنويه التفلجيه على حوالى اربعين كروموسوما بعد الإنقسام الثالث فتتجه أحدى الأنويه إلى البلازما القطبيه فى حين أن باقى الأنويه تتجه إلى المحيط الخارجى . وفى الانقسام التالى تنقسم النواه فى البلازما القطبيه كالمعتاد ، ولكن فى الإنقسامات التاليه ولو أن الكروموسات بها تبدأ فى التحرك تجاه المغازل الانقساميه mitotic spindle ولكن فى النهايه لا تصل منها إلا ثمانيه كروموسومات فقط بكل نصف مغزل أما باقى الكروموسومات فتعود إلى الاستواء وتتكتل وتبدأ فى التحلل (Geyer and Duszynška, 1959) وترجع هذه الإزاله غالبا إلى عامل نقص فى الجسم المركزى Centromere أما فى حاله الجنين الذكر ففى الأنقسام السابع يحدث حذف لكروموسومين آخرين بالخلايا الجسيمه .

حذف كروموسومات بأكملها من الخلايا الجسميه يتم فى فصائل Cecidomyidae, Sciaridae وبعض حشرات Chirononidae ولكن حتى فى ***Drosophila*** and ***Calliphora*** إحدى الكروموسومات من الأنويه الجسميه يفقد عقلة طرفيه (Agrell 1964) . الكروموسومات التى يحتفظ بها فى الخلايا الجرثوميه يبدو أنها اساسيه فى مرحله تكوين البويضات (Geyer- Duszynska, 1959) ويقترح (بينتر Painter عام ١٩٦٦) . أنها تخدم فى زياره كثافه الريبوسومات فى الخلايا المغذيه . فى بعض الحشرات الآخرى مثل ***Drosophila*** يمكن الوصول إلى نفس الغايه بواسطة الانقسام الداخلى بالخلايا المغذيه .

فى الحشرات التابعة لتحت رتبه Nematacera كل خلايا القطبية تهاجر لتكون خلايا جرثوميه للغدد التناسليه ولكن القليل من الخلايا فقط تهاجر فى Cyclorrhapha ويتحول الباقى إلى مغتذيات محيه أو تساهم فى تكوين النسيج الطلائى للمعى الأوسط . بعض هذه الخلايا تهاجر بداخل الأدمه الجرثوميه قبل تكوين التبطين أو تكوين الجسم الكرى والبعض الآخر يفعل ذلك أثناء أو بعد تكوين الجسم الكرى واثناء ذلك تحمل للأمام وتنغمد مع مستقبل المعى الخلفى (شكل ١١ - ٧) . هناك آراء متناقضه لتحديد أى من هذه الخلايا تكون الخلايا تقترح ان خلايا مستقبل المعى الخلفى هى المسئولة . (D. T Anderson, 1962. Counce, 1963. Hathaway and Selman 1961, Mahowald, 1962) .

وينتج الانفصال المبكر للخلايا الجرثومية خطاً خلويا مباشرا من جاميطات احد الاجيال إلى جاميطات الجيل التالى ، منعزلا عن الخلايا المكونه لباق اعضاء الجسم (شكل ١١ - ١٧) ومن المرجح أن هذا يساعد على ضمان سلامه الجهاز الوراثى ولتقليل احتمال حدوث انقسامات شاذه .

فى مجاميع حشرية أخرى لا يمكن تميز الخلايا الجرثوميه فى مرحله مبكره من النمو الجنينى حيث تظهر وقت تخليق الطبقة الجنينة الوسطى فى جنس *Lacusta* اولاً بجدران الأكياس السيلوميه للعقل البطنية الثانية والخامسة وفيما بعد تتجمع فى مجموعة واحده مرتبطة بمتن الطبق الجنينيه الوسطى وهناك قليل من الأدله تشير ان تطور المتن التناسلية genital ridges يتم بتأثر من الخلايا الجرثومية ولكن معظم الأبحاث لا تؤيد هذا الرأى وتحاط الخلايا الجرثومية بعد ذلك بالطبقة الجنينيه الوسطى وتزداد فى العدد قبل أن تنعزل فى اشرطة نتيجة انغمادات داخلية للطبقه الجنينيه الوسطى هذه الاشرطه تكون المنطقة الجرثومية للأنابيب المبيضيه الانابيب الخصويه ويزداد سمك الطبقة الجنينيه الوسطى من الجهة البطنية وينشأ منه خيط خلوى تظهر فى التجاويف لتكون القنوات الجانبية التناسلية . أما القناة التناسلية الوسطى أو المشتركه فتنشأ نتيجه انغماذ الطبقة الجنينية الخارجيه .



شكل (١١ - ١٧) : منشأ الخلايا أثناء النمو - موضحا منشأ الخلايا التناسلية .
(عن اندرسون Andarson سنة ١٩٦٢)

فى رتبة مستقيمة الأجنحة تنشأ الغدد التناسلية الإضافية فى الذكر من امبولا منتفخة عباره عن آثار الأكياس السيلوميه للعقلة البطنية العاشرة وتنقسم الأمبولة إلى غدد منفصلة نتيجة نمو داخلى .

١١ – ٧ التغيرات الأيضية والتحكم فى تطور الأعضاء

Metabolic changes and control of organ development.

تزداد كمية الاكسجين الممتصة بواسطة البيضة بتقدم مراحل النمو وزيادة الجنين فى الحجم ، فى بادىء الأمر يساوى التنفس واحد صحيح ولكنه سرعان ما ينخفض عن هذا المستوى وهذا يشير إلى أن البيضة تستعمل الكربوهيدرات المخزنه بها اولا وعند نفاذها تعتبر الماده الدهنية هى المادة الميسرة للأيض metobalic Substete . وفى بيض النطاط وجد أن ٧٥٪ من الأكسجين الممتص بداخل البيضة متعلق بأكسده الماده الدهنية .

ولعل المحتوى النتروجينى الكلى للبيضة ثابت خلال جميع مراحل النمو ولكنه يختلف فى توزيعه ، فيزداد بالجنين على حساب المح . ويشابه مستودع الأحماض الأمينيه بالبيضة الناميه لمثيلة فى الحشرة الأم ويعد هذا من الأمور المتوقعة نظرا لأن الأحماض الأمينيه يمكن أن تمتص مباشره من الهيموليمف (السائل الدموى) وفى اثناء مراحل تكوين الجنين يزداد تركيز الاحماض الأمينية الحره فى بادىء الأمر غالبا نظرا لسرعه هدم المح بواسطة أنزيمات Cathepsin - type - enzyme التى تصل ألى أقصى درجة نشاط فى تلك الفترة (Kuk-Meirietal 1966) وتستعمل هذه الاحماض الأمينيه فى تمثيل البروتينات بالجنين وتركيزها يقل بزيادة معدل التمثيل البروتينى (chen 1966).

وميكانيكية التحكم فى مراحل النمو المتقدمة علاوه على عمليات تكوين الأعضاء غير معروفة بالتحديد وعموما تتميز الطبقة الجنينيه الخارجية ذاتيا ولكن نمو وتحديد الطبقة الجنينية الوسطى يتم بعد الإمتداد الأولى للطبقة الداخلية وبتنبيه من الطبقة الجنينية الخارجية الغير مميزة بعد . وهناك بعض الأدلة تشير إلى تكوين أحد الأعضاء بتنبيه تكوين عضو آخر ، مثال ذلك : القناة الهضمية الوسطى بتأثير من الطبقة الجنينيه الوسطى الحشويه ، ومقدم القناه الهضمية الوسطى بتنبيه من طلائع القناة الهضمية الأمامية ، والعيون البسيطة بتنبيه من براعم الاجنحة . ويبدو أن العيون والفصوص البصريه لهما تأثير متبادل لبعضهما .

فى جنس *Locusta* و *Locustana* يعتقد أن مراحل النمو المتأخره تقع تحت تأثير هرمونى من الغده الفوق صدرية وفى غياب هذا يفشل تميز الأنسجه (B. M. Jones, 1956 a) ولكن لا يوجد دليل على ذلك فى جنس *Melanoplus* (Mueller, 1963) ولا ايضا فى Diptera (Anderson, 1966)

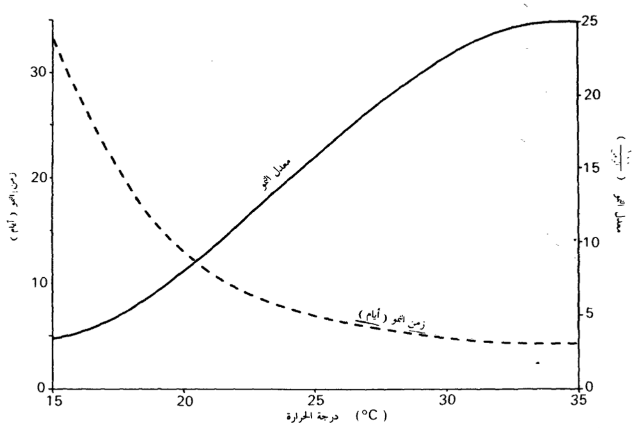
١١ – ٨ المده اللازمة لاتمام النمو الجنينى

Duration of embryonic development

تختلف المدة التى تتخذها الحشرات لإتمام نموها الجنينى بدرجات كبيرة . فمثلا تحت ظروف درجة حراره ٣٠° م يتم النمو الجنينى فى ظرف ٣٠ ساعه لبيض بعوض *Culex* و ٨٢ ساعه فى *Ostrinia* (رتبة حرشفية

الأجنحة) وخمسه أيام فى *Oncopeltus* و ١٥ يوم فى *Schistocerca* و ٤٣ يوم فى *Ornithacris* (رتبة مستقيمة الأجنحة) .

وتقل فترة النمو الجنينى بزياده درجه الحرارة أى أن معدل النمو يزداد تقريبا بمعدل خطى بزياده درجات الحراره إلا فى الحدود القصوى لمعدل النمو (شكل ١١ – ١٨) ولا يتم النمو إذا زادت درجة الحرارة عن حد معين وغالبا ما تكون فى حدود ٣٥ – ٤٠° م أو أقل من حد معين فمثلا يساوى ١٤° م فى *Oncopeltus* و ١٣° م فى *Cimex* ولو أن بعض مراحل النمو قد تتم فى درجات الحراره المنخفضة فمثلا فى *Oncopeltus* بعض مراحل نمو مرفولوجيه تتم حتى فى درجة حراره ٥° م فالإضافة إلى ذلك هناك حدود لدرجة الحرارة لا يحدث فيها فقس البيض حتى الذى به جنين تام النمو .



شكل (١١ ــ ١٨) : الزمن المستغرق للنمو الجنينى ومعدل النمو الجنينى فى جنس *Oncopeltus* بالنسبة لدرجات الحراره) .
(عن : ريتشاردز **Richards** سنه ١٩٥٧) .

ومن المهم التفريق بين حد درجه الحراره لبعض مراحل النمو والتى بها لا يحدث تميز للجنين إذا انخفضت عن ذلك الحد وحد درجة الحرارة للنمو والتكوين الكامل وكذلك فقس البيض .

وفى درجات الحراره التى تزيد عن الحد الأدنى الملائم للنمو الكامل نجد أن (درجة الحرارة × الزمن) اللازمة لاتمام النمو وفقس البيض ثابته باستمرار بصرف النظر عن درجة الحراره . إذاً أنه فى حالة الجراد *Schistocerca*

يتطلب النمو الكامل للجنين ٢٢٤ درجه يوم يوم اعلى من الحد المحسوب نظريا من ١٥° م . فمثلا فى درجة ٣٠° م النمو الجنينى يستغرق حوالى ١٥ يوم [(٣٠ – ١٥°) × ١٥ يوم = ٢٢٥ درجة يوم] . وفى درجه ٢٠° م يستغرق النمو الجنينى حوالى ٤٥ يوم [(٢٠ – ١٥°) × ٤٥ يوم = ٢٢٥ درجه/ يوم] .

وتكون هذه العلاقة منتظمة فى ***Schistocerca*** بتقلب درجات الحراره بالاضافة إلى الفترات التى تقل فيها درجة الحرارة عن الحد الأدنى للنمو الكامل (هونتر — جونز Hunter — Jones, سنه ١٩٦٦) . ولكن هذا غير صحيح فى ***Oncopeltus*** وغيرها الحشرات ولو أنه النمو الجنينى فى ***Oncopeltus*** لا يكتمل بانخفاض درجة الحرارة عن ١٤° م إلا أن بعض مراحل النمو قد تحدث ، إذاً فترة انخفاض الحرارة لها تأثيرها على العدد الكلى للدرجة اليومية الأعلى من ١٤° م اللازمة للنمو (Richords, 1957 and Howe, 1957) .

وللدرجة الرطوبة تأثير ايضا على النمو الجنينى فى بعض الأجناس ، ففى ***Lucilia*** يوجد علاقة خطيه بين المده اللازمة للنمو ونقص التشبع فمن الضرورى لبيض بعض الحشرات أن يمتص الماء قبل استطاعته اتمام نمو الجنين به فى حين أنه فى حالة وجود رطوبه كافيه فى البيئة الخارجية فتحميه من الموت نتيجة الجفاف ولكن ليس بالدرجة الكافيه لإتمام النمو ، وقد يدخل البيض فى فترة سكون ثبات فتحت مثل هذه الظروف ينمو بيض الجراد ***Schistocerca*** إلى بداية مرحلة الحركه الجنينيه ثم يدخل فى فترة سكون قد تصل إلى سته أسابيع . وفى أى فترة خلال لهذه المده يستعيد الجنين تطوره اذا وفرت له الرطوبه الازمة . كذلك يفشل بيض الجراد فى النمو بوجوده فى تربة مشبعه بالماء (Hunter - Jones, سنه ١٩٦٦) .

وفى بعض أجناس الحشرات تطول فترة النمو الجنينى جدا نظرا لسكون البيضة **egg diapause** قد تصل هذه المده إلى ٣ سنوات فى بيض ***Locustana*** . ويحدث سكون البيضه فى مراحل نمو مختلفة فقد يكون بعد تكوين الأدمة الجرثومية مباشرة كما فى ***Austroicetes*** (رتبة مستقيمة الأجنحة) أو قبل تكون الأدمة الجرثومية كما فى ***Melanoplus*** أو فى الجنين الكامل التكوين كما فى ***Lymantria*** (رتبة حرشفية الأجنحة) .

الفصل الثانى عشر
نماذج غير عادية من التطور
UNUSUAL TYPES OF DEVELOPMENT

أحيانا تحتفظ الأنثى بالبيض بداخل جسمها بعد إخصابه بحيث يبدأ النمو الجنينى به قبل وضعه . ولو امتدت مدة النمو الجنينى الداخلى فقد يفقس البيض وتخرج اليرقات داخل جسم الحشرة الأم ، وفى بعض الأجناس يتم تغذية اليرقات وهى بداخل جسم أمها وبالتالى تضعه على هيئة يرقة سرعان ما تتعذر وتسمى هذه الظاهرة بولادة الأحياء **viviparity** . وفى حالات أخرى يكون البيض فقير فى المح ويتغذى الجنين عن طريق تركيب شبهيه بالمشيمة يوجد فى القنوات التناسلية للأنثى أو بداخل التجويف الدموى بها . وقد يخرج من بيض الكثير من الحشرات المتطفلة أكثر من يرقة بدلاً من فرد واحد وتسمى هذه الظاهرة بتعدد الأجنة **polyembryony** .

وقد ينمو البيض بدون إخصاب أى يتكاثر بكريا **Parthenogensis** وهى ظاهرة تحدث أحياناً فى بعض أنواع الحشرات فأما جنس الحشرة الناتج من هذا النوع من التكاثر فيعتمد على سلوك الكروموسومات وقت الإنقسام الإختزالى ، عموماً فالبيض الفردى الكروموسومات **haploid eggs** تخرج منه ذكور والبيض الثنائى الكروموسومات **diploid** تخرج منه الإناث ومن آثار التكاثر البكرى أنه يقلل من تكييف الحشرة ولكن فى بعض الحالات يتغلب على هذا بتبادل التكاثر البكرى مع التكاثر الجنسى بين الأجيال . وقد يحدث نضج جنسى فى القليل من الحشرات وتبدأ فى إنتاج ذرية وهى ما زالت فى طور اليرقة أو العذراء وتُسمىَ بظاهرة تكاثر الأطوار غير الكاملة **paedogenesis** .

١٢ – ١ ظاهرة ولادة أحياء Viviparity

قد يخصب بيض الحشرات أثناء وجوده فى المبيض أو فى الجزء العلوى من قناة المبيض وفى بعض الأجناس يحتفظ بالبيض داخل جسم الأنثى لفترة قبل وضعه . ونتيجة لذلك تبدأ مراحل النمو الجنينى بالبيض أثناء وجوده بجسم الأنثى . فى بيض جنس **Cimex** حيث يحدث فيه الإخصاب بداخل التجويف الدموى **haemocoelic insemination** فعندما يتم وضع البيض يكون الجنين تقريبا فى مرحلة الحركه الجنينية **blastokinesis** . وفى أجناس أخرى قد يحتفظ بالبيض داخل جسم الحشرة إلى حين الإنتهاء من النمو الجنينى قبيل الفقس أو إلى ما بعد ذلك ، ويطلق على تلك الأجناس بالأجناس الولودة **Viviparous** .

١٢ - ١ - ١ الولادة البيضية

فى كثير من الأجناس يحتجز البيض فى القناة التناسلية إلى وقت قريب من الفقس حيث يفقس البيض قبل وضعه مباشرة أو أثناء وضعه . وفى هذه الحالة توجد جميع العناصر الغذائية ضمن محتويات البيضة ولا تنشأ أعضاء خاصة لتغذية الجنين . ويُسمى هذا النوع بالولادة البيضية **Ovoviviparity** وتختلف عن وضع البيض الطبيعى **Oviparity** فقط فى حجز البيض فترة داخل الجسم .

تحدث الولادة البيضية على فترات متقطعة فى العديد من الحشرات التابعة لرتب ذباب مايو ، الصراصير وفرس النبى ، ونصفية الأجنحة المتجانسة ، هدبية الأجنحة وحرشفية الأجنحة . وغمدية الأجنحة وهى كثيرة الحدوث فى حشرات ثنائية الأجنحة ومنها الأمثلة التالية :

تضع حشرات جنس ***Musca*** عادة بيضاً ولكن قد يحتجز البيض بعد إخصابه وتلد يرقات . فى هذه الحالة يحتفظ بالبيض فى قناة المبيض الوسطى التى تتضخم جدا متخذة شكل الرحم . وينتج ذباب **Tachinids** أعداد كبيرة من البيض مثله كمثل كثير من الحشرات ثنائية الأجنحة التى تضع بيضا ولكن فى الأجناس التى تمتاز بالولادة البيضية مثال جنس ***Sarcophaga*** يتم تبويض عدد قليل من البيض فى الدورة الواحدة أما ذباب ***Musca larvipara*** فتنضج بيضة واحدة فقط كبيرة الحجم فى الدورة الواحدة . وهذه النسبة المنخفضة فى إنتاج البيض تعبر عن درجة الحماية القصوى التى تستطيع أن توفرها الأنثى للبيضة التى تحملها بالمقارنة بالإناث التى تضع بيضها فى البيئة الخارجية .

أما زيادة حجم البيضة فيرجع إلى تراكم المزيد من العناصر الغذائية بحيث يستطيع أن ينمو الجنين إلى ما بعد مرحلة الفقس وتتم ولادة اليرقات فى مرحلة متقدمة من النمو . فمثلا يرقات جنس ***Hylemya strigosa*** تمر بالعمر اليرق الأول وتنسلخ إلى العمر الثانى وهى بالبيضة وتتخلص من جليد الإنسلاخ الأول مباشرة بعد الفقس .

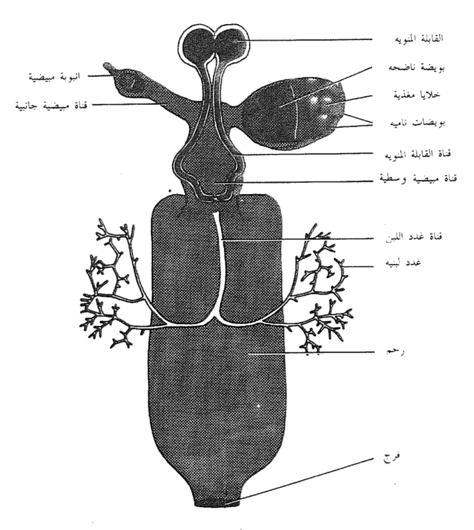
وفى جنس ***Termitoxenia*** يفقس البيض عن يرقات فى العمر الثالث سرعان ما تتعذر وبالتالى لا تتغذى فيه اليرقات كحشرات حره .

١٢ - ١ - ٢ ولادة الأحياء

فى بعض الحشرات التى يحتفظ بالبيض فى جسمها بعد الإخصاب يتغذى الجنين مباشرة من الحشرة الأم وذلك بالإضافة إلى أو بدلاً من مح البيضة . هذه الحشرات تعتبر الحشرات الولودة الحقيقية وتحدث بعض التحورات التشريحية فى الأم أو فى البيضة لتسهيل انتقال العناصر الغذائية . وعادة تنتج الحشرات الولودة عددا قليلاً من الذرية بمقارنتها بالحشرات التى تضع بيضاً وهذا يرتبط بقلة أعداد الأنابيب المبيضية بها . فمثلا فى إناث جنس ***Melophagus*** (رتبة ثنائية الأجنحة) فيوجد بها زوج واحد من الأنابيب المبيضية بكل مبيض ، وفى ***Glossina*** (رتبة ثنائية الأجنحة) قد يتكون المبيض من أنبوبة مبيضية واحدة فقط وبالمقارنة فالحشرات التى تضع بيضاً من جنس ***Musca*** يوجد بها ٧٠ أنبوبة مبيضية بكل مبيض .

وفى الحشرات الولودة من رتبة جلدية الأجنحة من جنس *Hemimerus* نجد أن المبيض يتركب من ١٠ – ١٢ أنبوبة مبيضية ويؤدى نصفهم فقط وظيفته . وفى جنس *Arixenia* يوجد ثلاث أنابيب مبيضية على كل جانب .

أحياناً قد يحتفظ بالبيض ويتم النمو الجنينى بداخل الأنبوبة المبيضيه كما فى جنس *Hemimerus* والمن والحشرات التابعة لفصيلة Chrysomedlidae . فى حين أنه فى حالات أخرى كما فى حشرات ثنائية الأجنحة يتضخم المهبل ليكون رحم (شكل ١٢ – ١) . وفى رتبة Strepsiptera والقليل من الحشرات التابعة لفصيلة Cecidomyidae التى تتوالد بكريا ، ينمو البيض داخل التجويف الدموى للحشرة الأم (شكل ١٢ – ١) .



شكل (١٢ – ١) : الجهاز التناسلى الأنثوى فى *glossina* .

وتبعاً لاقتراح هاجان (Hagan عام ١٩٥١) . يمكن تقسيم الحشرات التى تتكاثر عن طريق ولادة أحياء إلى ثلاث مجاميع :

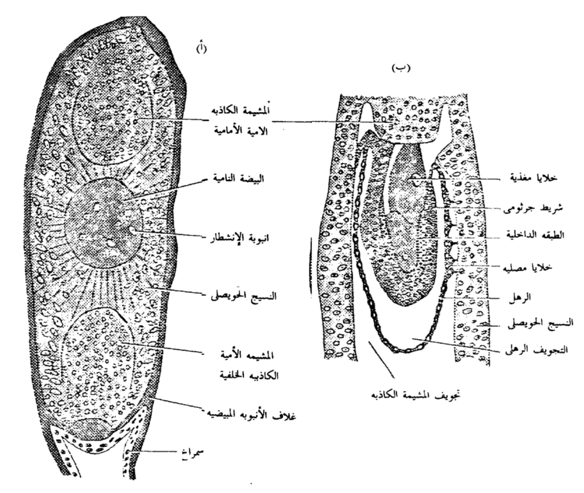
الحشرات الولودة ذات المشيمة الكاذبة Pseudoplacental viviparity : تضع الحشرات الولودة ذات المشيمة الكاذبة بيضاً عديم أو قليل المح . يحتجز فى جسم الأنثى ويحصل على المواد الغذائية اللازمة له عن طريق أعضاء تُسمى بالمشيمة الكاذبة pseudoplacentae ناشئه من أنسجة الجنين أو أنسجة الأم . ويكتمل النمو الجنينى إلى مرحلة ما قبل الفقس حيث أن اليرقات تعيش حرة خارج الجسم .

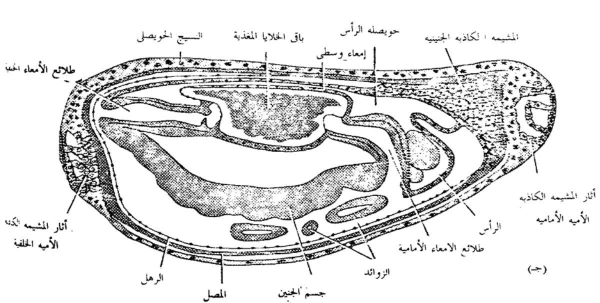
فى جنس *Hemimerus* لا يوجد بالبويضة الكاملة مح ولا يتكون بها قشرة للبيض (كوريون) ، حيث يحتفظ بالبيضة فى الأنبوبة المبيضيه طوال فترة النمو الجنينى ويرافق البويضة خليه واحده مغذيه ويغلفها طبقة واحده من نسيج حويصلى . وفى مرحلة النمو الأولى يتركب النسيج الحويصلى من إثنين إلى ثلاث طبقات خلويه ويزداد سمكه فى الطرفين ليكون المشيمة الكاذبه الأميه الأماميه والخلفيه Anterior and Posterior maternal pseudo Placentae (شكل ١٢ – ١٢) وباستمرار نمو الجنين يقع فى تجويف يسمى تجويف المشيمه الكاذبة ناشىء من تضخم الحوصلة ويتصل بها بواسطة زوائد سيتوبلازمية تمتد من خلايا طبقة الرهل amnion ، وتلى الطبقة المصليه (شكل ١٢ – ٢ ب) . بالاضافة إلى ذلك بعض الخلايا الجنينية تتحول إلى خلايا مغذية كبيرة تتصل بالمشيمة الأمية الأماميه ويبدأ النسيج الحويصلى والمشيمة الكاذبة فى التحلل التدريجى مما يدل على سحب الغذاء منهما .

وفى مرحلة النمو التاليه تنتشر الطبقة المصليه حول الجنين وتشترك مع الرهل لتكون المشيمة الكاذبة الجنينية Foetal pseudoplacenta (شكل ١٢ – ٢ جـ) أثناء ذلك يكون الإنغلاق الظهرى قد تم فيما عدا بالمنطقة الأمامية حيث يكون تجويف الجسم مفتوح إلى تجويف جنينى إضاف ويعرف بحوصلة الرأس الأولية Cephalic Vesicle . ويعتقد أن الغذاء يمر من المشيمة الكاذبة إلى السائل فى حوصلة الرأس الأولية ويصبح حر الدوران حول وبداخل الجنين . وغالبا ما يكون القلب نشط وظيفيا خلال تلك الفترة وبالتالى يساعد فى دورة السائل .

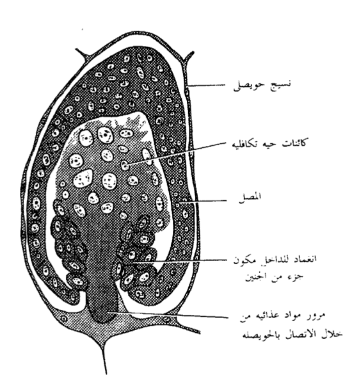
ينمو بيض حشرات المن أيضا بداخل الأنابيب المبيضيه ويكون خال من قشرة البيض ، فى بادىء الأمر يحصل البيض على الغذاء اللازم له من خلال مغذ حيث أن المن به أنابيب مبيضية ذات خلايا مغذية طرفيه ، ولكن فيما بعد تلعب الخلايا الحويصلية دوراً رئيسياً . ففى جنس *Macrosiphum* ينفصل النسيج الحويصلى عن البيضه الناميه ولكن يتحفظ بإتصال قاعدى بها (شكل ١٢ – ٣) ، عن طريق هذا الإتصال تنتقل عناصر إحتياطيه وكائنات حيه تكافليه إلى الجنين ، ولكن هذا الإتصال يتقيد بنمو البلاستودرم ويفقد هذا الإتصال . وفى المرحلة التالية غالبا ما يتم إنتقال مباشر للغداء من الخلايا الحويصليه عبر الطبقه المصليه بدليل أن مقياس طول البيضة يزداد بحوالى ٣٠ مره خلال مرحله نموها .

وتوجد الولاده ذات المشيمة الكاذبة ايضا فى *Archipsocus* (Pscoptera) وبها تعتبر الطبقة المصليه العضو المغذى . وفى الحشرات التابعه لفصيله Polyctenidae (رتبة نصفيه الأجنحة غير المتجانسه) تعتبر الطبقة المصليه ثم الأرجل البلوريه ذات أهمية فى تغذية الجنين .





شكل (١٢ ــ ٢) : مراحل نمو *Hemimerus* **(أ) الإنشطار (التفلج) الأول . (ب) الشريط الجرثومى تام التكوين نهاية الحركة الجنينية (عن هاجان ,Hagan سنه ١٩٥١) .**



شكل (١٢ ــ ٣) : قطاع فى مرحلة مبكرة من النمو الجنينى فى حشرة المن من جنس *macrosiphum* (عن هاجان **Hagan** سنه ١٩٥١) .

ولادة الأحياء فى رتبة الصراصير وفرس النبى Viviparity in Dictyoptera : تعتبر ولادة الأحياء فى الصراصير وضع فردى وشاذ . وتضع الصراصير البيض أساسًا داخل كيس بيض ootheca ويطرد خارج القنوات التناسلية . وفى بعض الأجناس قد يحمل كيس البيض بالقرب من الفتحة التناسلية ويبرز منها ، ففى الصرصور الأمريكى يتم وضع هذا الكيس قبل فقس البيض بفترة قصيره . وتوجد أجناس أخرى كما فى الصرصور الألمانى تستمر أنثاه فى حمل كيس البيض إلى حين الفقس . وفى أجناس أخرى ينبثق كيس البيض ثم يسحب داخل الجسم ثانياً حيث يحجز فى جراب الحضنة الأوسط median brood sac الذى يمتد أسفل باق الجهاز التناسلى ووجد فى هذه الحالة أن كيس البيض ضعيف التكوين ، وبزيادة حجم البيض يبرز من الكيس وفى معظم الأجناس ترجع زيادة الحجم إلى إمتصاص الماء ولكن فى Diploptera حيث يزداد طول البيض نحو ٥ – ٦ مرات أثناء النمو الجنينى وجد أن هناك زيادة فى الوزن الجاف تدل على أن الأجنة تحصل على بعض الغذاء من الحشرة الأم .

ولادة أحياء مع التغذية الغديه Adenotrophic viviparity : فى حالة الولادة مع التغذية الغديه يمر البيض بعد نضجه وإفراز قشرته إلى منطقة المهبل المتحورة إلى رحم ويحتجز بها . ويكتمل مراحل نمو جنينى مماثل لحاله الولادة البيضية إلا أنه عندما تفقس اليرقات تظل فى الرحم وتتغذى بواسطة غدد خاصة أمية . وتتم ولادة اليرقات عند اكتمال الطور اليرقى حيث تتعذر الحشرات بعد الوضع بفترة قصيرة وبالتالى فى هذا النوع لا توجد مرحلة تغذية خارجية لليرقة الحرة . ويوجد هذا النوع من التكاثر بولادة أحياء فقط فى جنس *Glossina* والحشرات التابعة لجنس *Pupipara* .

في *Glossina* تؤدى الأنبوبتان المبيضيتان وظيفتهما بالتبادل بحيث تنضج بيضه واحده فقط فى كل دوره وتمر إلى المهبل . ومرحله النمو الجنينى مرحله سريعه فمثلا تستغرق حوالى ٣ أيام فى درجة حراره ٢٤° م فى *Glassina palpalis* بعدها تفقس اليرقات . ويوجد على الجدار البطنى للرحم وساده صغيره من خلايا غديه يوجد أسفلها نسيج عضلى ويمتد بها نسيج عضلى آخر يتصل بالجدار البطنى لجسم الحشره . ويطلق على هذا العضو محطم القشرة Choriothete وهو مسئول عن إزالة قشرة البيضه وجليد العمر اليرقى الأول . ويمر هذا العضو بمراحل دوريه من التطور ، حيث يتحلل أثناء المراحل المتأخرة من النمو اليرقى ويبدأ فى التجدد قبل وضع اليرقات بحيث يكتمل بناءه قبل ميعاد فقس البيضة التاليه . ويلتصق محطم القشرة بقشرة البيضة مؤديا إلى شقها طوليا ، حيث تنزع بواسطة حركه عضلات محطم القشرة ، وتنطوى القشرة بجوار جدار الرحم . وبنفس الوسيلة تنزع جليد العمر اليرقى الأول وتطرد بقاياه مع بقايا قشرة البيض خارج جسم الأنثى حين تضع اليرقات (بيرسول وجاكسون Bursoll and Jackson, عام ١٩٥٧) .

أما يرقات العمر الأول والثانى فتتغذى على إفرزات من غدد « لبنية » milk glands تفتح بواسطة قناة مشتركة فى الرحم (شكل ١٢ — ١) وتمر هذه الغدد فى دورات نمو متتالية تصل أقصاها أثناء الحمل . وتتراكم إفرازات الغدد اللبنية فى الرحم وتمتصها بالتالى اليرقات مما يؤدى إلى انتفاخ قناتها الهضمية الوسطى وهذه المحتويات تستفيد منها اليرقات النامية فى العمر اليرقى الثانى . أما يرقات العمر الثالث فلا تتغذى ومع ذلك تزداد تدريجياً فى الحجم . وعندما تنسلخ اليرقات فى العمر الثانى ، فإن جليد الإنسلاخ لا يطرح ولكن ينشق فيما بعد بنمو يرقات العمر الثالث وأخيراً ينزع جليد الإنسلاخ ويطرد قبل الولادة مباشرة .

يفتح الجهاز التنفسى فى يرقات العمر الأول والثانى بواسطه زوج خلفى من الثغور التنفسية ولكنه يكون أكثر تخصصاً فى العمر اليرقى الثالث . فتحمل العقلة البطنية الطرفيه فصين ويمر بكل فص ثلاث أشرطه مثقبة طوليا تقود إلى الجهاز القصبى . ويحيط بكل من هذه الثقوب صمام يسمح بدخول الهواء إلى الجهاز القصبى ولكن لا يسمح بخروجه .

وتنتج من العضلات الظهر بطنيه حركات غير مباشرة شبيهة بالضخ ، ويعتقد أن هذه الحركات تمتص الهواء للداخل عبر الثقوب ذات الصمام وتدفعها للأمام بين بطانتى القصبه الهوائية ، وتنقبض العضلات التنفسية من ١٥ — ٢٠ مره فى الدقيقة . وعن طريق هذه الوسيله تستطيع اليرقات أن تسحب الهواء من خلال الفتحه التناسليه للأم . وفى الأعمار اليرقية الأولى يمكن الحصول على الأكسجين ولو جزئيا عن طريق الإنتشار من الجهاز القصبى للأم الذى يتخلل الرحم .

أما فى المرحلة التالية من العمر اليرقى الثالث فتختفى الصمامات الموجودة فى الفصوص عديده الفتحات ويسمح بمرور الهواء فى الإتجاهين من خلال الثقوب .

فى اليرقات الناميه لا يوجد إتصال بين منطقتى القناة الهضمية الوسطى والخلفية وأيضا تكون فتحه الشرج مغلقة وبالتالى لا تفرغ الفضلات من القناة الهضمية الوسطى . أما الإمعاء الخلفية فتؤدى وظيفة مخزن للفضلات النيتروجينية . وبهذا النظام تمنع اليرقات من تلويث القناة التناسلية للأم .

ولا يختلف النمو فى حشرات *Pupipara* فى أساسه عن النمو الجنينى فى *Glossina* ولكن لا يوجد دليل يثبت مرور تيارات الهواء كالتى تتم فى يرقات *Glossina* .

ولادة الأحياء عن طريق تجويف الدم Haemocoelous Uiviparity : تختلف الولادة عن طريق تجويف الدم عن أنواع ولادة الأحياء الأخرى فى أن النمو الجنينى يتم فى التجويف الدموى للحشرة الأم . ويحدث هذا النوع من الولادة فى جميع الحشرات التابعة لرتبة Strepsiptera وفى بعض الحشرات التى تتكاثر فى الأطوار الغير كاملة التابعة لفصيلة Cecidomyidae .

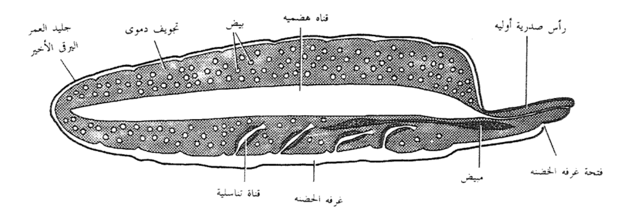
ويوجد فى إناث حشرات رتبة Strepsiptera من ٢ إلى ٣ أنابيب مبيضية على جانبى القناة الهضمية الوسطى لا يوجد بها قنوات مبيضية . وتفرز البويضات الناضجة فى التجويف الدموى نتيجة تهتك جدار الأنابيب المبيضية . وبيض جنس *Stytops* فقير جدا فى المح ولكن قد يوجد القليل من المح فى أنواع أخرى مثل جنس *Acroschismus* وتدخل الحيوانات المنوية عن طريق قنوات تناسلية تفتح فى الخط الوسطى البطنى للأنثى (شكل ١٢ – ٤) ويكتمل الإخصاب والنمو الجنينى فى التجويف الدموى مع إنتقال مواد غذائية من هيموليمف الحشرة الأم إلى الجنين مباشرة . تفقس اليرقات بداخل تجويف جسم الأم وتجد طريقها للخارج خلال القنوات التناسلية (Hagan, عام ١٩٥١) .

فى ذباب جنس *Miastor* (رتبة ثنائية الأجنحة) يتحرر البيض من أكياس مبيضية بسيطة التركيب إلى التجويف الدموى . ويتغذى البيض بواسطة خلايا مغذية خاصة تنشأ مستقلة عن البويضات ثم تتغذى من الطبقة المصلية التى تزداد فى السمك وتظهر بها فجوات وعندما تفقس اليرقات تبدأ فى التغذية على أنسجة الأم وكذلك على البيض الآخر الذى لم يفقس بعد وأخيراً تخرج اليرقات من خلال شق تصنعه فى جدار جسم الأم .

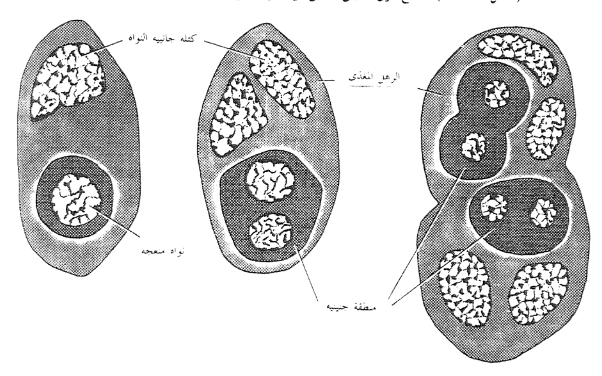
١٢ – ٢ ظاهرة تعدد الأجنحة Polyembryony

فى بعض الحالات بدلا من أن يتكون بالبيضة يرقة واحدة يتكون بها يرقتان أو أكثر وتُسمى هذه بظاهرة تعدد الأجنة . وتحدث هذه الظاهرة أحياناً فى الحشرات التابعة لفصيلة Acridoidea وكذلك فى غيرها من المجاميع ولكنها منتظمة الحدوث عامة فى الحشرات المتطفلة داخلياً . ومن أمثلة ذلك فى حشرات *Aphelopus theliae* (رتبة غشائية الأجنحة) المتطفلة على جنس *Thelia* (رتبة تصفية الأجنحة المتجانسة) وفى العديد من حشرات التابعة لفصيلتى Ichneumonidae و Encyrtidae التى تتطفل على بيض ويرقات حشرات رتبة حرشفية الأجنحة . وفى *Platygaster* (رتبة غشائية الأجنحة) المتطفلة على الحشرات التابعة لفصيلة Cecidomyidae وفى جميع هذه الحالات يكون بيض الطفيل صغير الحجم ونسبة المح به قليله جداً حيث يتحصل الجنين على العناصر الغذائية اللازمة له من أنسجة العائل الذى يوجد بداخله .

عند نضج البويضات فى *Playgaster hiemalis* ينتج بها جسمان قطبيان يلتحمان معاً وتكبر النواة القطبية Polar nucleus فى الحجم مكونة كتلة جانبية النواة paranuclear mass ويرتبط بعض السيتوبلازم بالبيضة مع



(شكل ١٢ ــ ٤) : قطاع طولى تخطيطى فى انثى من حشرات عن كلاوش سنه ١٩٤٠ .

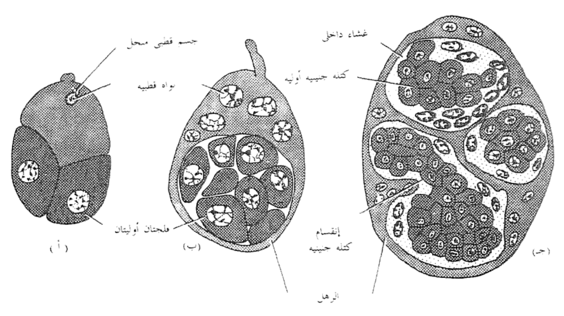


شكل (١٢ — ٥) : مراحل نمو مبكره فى *Platygastev hiemali* **موضحا تكوين منطقتين جنينيتين فى بيضة واحدة عن جوهانسن وبات Johannsen and Butt سنة ١٩٤١ .**

هذه الكتلة ويكون الرهل المغذى trophamnion أما بقية السيتوبلازم فيرتبط مع النواة المندمجة fusion nucleus ويكون منطقة جنينية embryonic region . ويحيط الرهل المغذى بالمنطقة الجنينيه وتنقسم الكتلة جانبية النواة وفى نفس الوقت تبدأ الانقسامات التفلجية فى المنطقة ولكن بعد الانقسام الثانى تنقسم المنطقة كلها إلى نصفين وبذلك يتكون جنينان (شكل ١٢ — ٥) . وتمر العناصر الغذائية من العائل إلى الجنين من خلال الرهل المغذى ولكن فيما بعد تمتص الكتلة جانبية النواة ويظهر الرهل المغذى كغشاء رقيق جداً . ويحدث فى بيض *P. vernalis* عدة إنقسامات فى المنطقة الجنينيه ويتكون ثمانية أجنة فى كل بيضة .

وتتم عمليات مماثلة ولكنها تكون أكثر كثافة فى بيض حشرات ***Litomastrix*** (رتبة غشائية الأجنحة) التى تتطفل على فراشة ***Plusia*** . ينتج بالبيضة الناضجة ثلاث أجسام قطبية ، إثنان منهما يلتحمان ليكونا النواه القطبية والثالثة تتحلل (شكل ١٢ – ٦ أ) . وتنقسم نواه الزيجوت والسيتوبلازم المرتبط بها ويتكون من ذلك فلجتان أوليتان blastomeres يحيط بهما الرهل المغذى . وبتعدد إنقسامات تالية ينتج أكثر من ٢٠٠ فلجة أوليه يتخذ بعضها شكلا مغزليا ويضغط بين الآخرين ليكون غشاء داخلى ذو أنوية يقسم المنطقة الجنينيه من ١٥ – ٢٠ كتلة جنينية أولية تضم كل منها ٥٠ فلجة أوليه (١٢ – ٦ جـ) . تستمر هذه الخلايا فى الإنقسام ويزداد انقسام الكتل الجنينيه إلى كتل جنينيه ثانوية وثالثة بواسطة نموات نحو الداخل للطبقة الداخلية والرهل المغذى . وأخيراً تنقسم الكتل الثالثة ، التى قد تنفصل عن بعضها لتكون أجنة قد ينشأ منها ألف أو أكثر من بيضة واحده .

وتزيد ظاهرة تعدد الأجنة الكفاءة التناسلية للحشرة ولكن التأثير الكلى لا يزيد عن الكفاءة التناسلية للأجناس وحيدة الأجنة لأن الحشرة التى تمتاز بصفة تعدد الأجنة تضع عدداً أقل من البيض . وقد يُسهل تعدد الأجنة بقاء النوع حيث يقضى فترة طويلة من عمره كطفيل ويكون معرضا خلالها لردود فعل مختلفة من العائل (كلاوزن Clausen, سنه ١٩٤٠) .



شكل (١٢ – ٦) : مراحل مبكرة فى نمو *Litomastix* .
(عن جوهانسون وبات Johannsen and Butt سنه ١٩٤١)

١٢ – ٣ التكاثر البكرى Parthenogenesis

تعرف ظاهرة نمو البيض دون إخصابه بالتكاثر البكرى . ففى العديد من أنواع الحشرات تلجأ الأنثى إلى التكاثر البكرى فى حالة فشلها فى العثور على الذكر ولكن فى حشرات أخرى تعتبر ظاهرة التكاثر البكرى وسيلة أساسية للتناسل . وقد سجلت فى جميع رتب الحشرات فيما عدا رتب الرعاشات ، جلدية الأجنحة ، شبكية الأجنحة

وخافية الأجنحة ويتوقف جنس الحشره الناتجة من البيضة الغير مخصبة على ميكانيكية تميز الجنس وسلوك الكروموسومات عند الإنقسام الإختزالى لنواة البويضة . وفى معظم الحشرات تعتبر الإناث متجانسة الجاميطات homogametic أى (XX) والذكور غير متجانسة الجاميطات heterogametic أى (XO) أو (XY) ويشذ عن ذلك حشرات رتبة حرشفية الأجنحة حيث تكون الإناث هى المحتوية على الجاميطات الغير متجانسة (كير Kerr, عام ١٩٦٢) . إذن فالبيض الغير مخصب لمعظم الحشرات يحتوى فقط على كروموسومات X لأن كروموسوم Y يأتى فقط عن الذكر وإحتواء البيضة على واحد أو أثنين من كروموسوم ، X ، أى إذا كانت فردية haploid أو زوجية الصبغيات diploid متوقفه على سلوك الكروموسومات فى الأنقسام الإختزالى . أحياناً لا يحدث الإنقسام الإختزالى reduction division أو يلى الإختزال مضاعفة عدد الكروموسات بحيث يحتفظ بالعدد الزوجى للصبغيات والتركيب X X للبيضة . هذا البيض ينتج إناث أما البيض الذى يحدث فيه الإنقسام الإختزالى العادى ولا يتم فيه مضاعفة للكروموسومات فيستمر فردى الصبغيات وباستمرار تطور هذا البيض ينتج منه ذكور .. والذكور فردية الصبغيات مميزة لبعض المجاميع الحشريه .

ويمكن أن يصنف التكاثر البكرى تبعاً لسلوك الكروموسومات فى إنقسام النضج maturation division للبويضة إلى الأنواع الآتية :

١ – تكاثر بكرى بالانقسام الإختزالى haplo- diploidy : وفيه يحدث الإنقسام الإختزالى بالبويضة . والبيض المخصب ينشأ منه إناث أما البيض الغير مخصب فينشأ منه ذكور وهذه ظاهرة منتشرة فى حشرات رتبة غشائية الأجنحة وبعض المجاميع الأخرى .

٢ – تكاثر بكرى بالانقسام المباشر apomictic (ameiotic) Parthenogensis : لا يحدث به إختزال للكروموسومات وبالتالى النسل الناتج يحمل به المكونات الوراثية المميزة للأم وجميع أفراده من الإناث وهذه الظاهرة شائعة فى الصراصير والمن .

٣ – تكاثر بكرى بالإنقسام الذاتى automictic (meiotic) parthenogenesis : ويحدث الإنقسام الإختزالى المعروف ولكن يليه اندماج نواتين وبالتالى تستعيد الكروموسومات العدد الزوجى للصبغات فمثلا تتحد نواة الأنثى الأبتدائية مع النواة القطبية الثانية أو تتحد نواتان من الأنوية التفلجية . وهذا النوع من التكاثر ينشأ منه إناث فقط .

فى جنس *Solenobia* (رتبة حرشفية الأجنحة) يتحد زوج من أنوية التفلج بعد الإنقسام التفلجى الثانى .

ويوجد حالة شاذه فى جنس *Moraba* (رتبة مستقيمة الأجنحة) حيث يتضاعف فيها عدد الكروموسومات قبل الإنقسام الإختزالى وبالتالى عند نهاية الإنقسام الإختزالى يستعاد العدد الزوجى للصبغيات . وهذا النوع من التكاثر ينشأ منه إناث فقط ويحدث فى .Phasmids, Coccids and Psychids .

وهناك طريقة أخرى لتصنيف التكاثر البكرى للجنس الذى ينشأ عنه حيث يقسم إلى :

إنتاج ذكور فقط ويعرف بـ : Arrhenotoky

إنتاج إناث فقط ويعرف بـ : Thelytoky

إنتاج الجنسين ويعرف بـ : Amphitokv

١٢ - ٣ - ١ إنتاج ذكور فقط

ينتج التكاثر البكرى الإختيارى ذكور فقط ، حيث إن حدوث إخصاب أو عدم إخصاب للبيضة ، صفه مميزه لقليل من مجاميع الحشرات فهى تتم مثلا فى رتبة غشائية الأجنحة وبعض حشرات هدبيه الأجنحة و Coccidae Iceryni وبعض الذباب الأبيض Aleyrodidae وفى خنافس *Micrmalthus* . فى جميع هذه الحالات يكون البيض الغير مخصب فردى الصبغيات وينشأ عنه ذكور .

وفى حشرات غشائية الأجنحة ، تتحكم الأنثى فى إخصاب أو عدم إخصاب البيض وذلك عن طريق التحكم فى إطلاق حيوانات منوية من القابلة المنويه أثناء مرور البيض خلال قناة المبيض . والعوامل المنبهه التى تحث الأنثى على منع خروج الحيوانات المنوية غير معروفة بالتحديد ، ولكن فى النحل من جنس ***Apis*** يعتبر الموسم وأعداد خلايا الحضنة brood cells التى تضع الأنثى فيها بيضها من العوامل المحدده لذلك .

وفى حشرات المتطفلة من رتبة غشائية الأجنحة يكون لحجم العائل غالبا أهميته حيث أن البيض الصغير غير الخصب يكون موجودا فى عائل صغير (شومار ,Shoumar) عام ١٩٦٦) . ومن المراجع التى تناقش انتاج ذكور فردية الصبغيات فى رتبة غشائية الأجنحة : (وايت White عام ١٩٦٢) ، (كير Kerr عام ١٩٤٥) ، (هوايتينج Whiting عام ١٩٥٤) .

وفى حشرات البق الدقيق *Icerya purchasi* نجد أنه بجانب بعض الذكور فردية الصبغيات ، فمعظم أعداد الحشرات البالغه تنتج أفرادا خناثا harmephrodites وهى عبارة عن افراد زوجية الصبغيات وبها مبايض زوجية الصبغيات وايضا خصيات فردية الصبغيات . ولا توجد أناث حقيقية . ومنذ فقس اليرقة التى سوف تعطى فرداً مخنثا تكون جميع خلاياها زوجية الصبغيات وبعد فترة تظهر أنوية فردية الصبغيات بالغدد التناسلية وهذه الأنويه تمثل اللب الذى منه تنشأ الخصيه حيث يحيط بها المبيض . يتم الانقسام الاختزالى العادى فى البويضات ولكن لا يحدث هذا الانقسام بالخلايا المنوية . وعادة تكون الأفراد الخناث ذاتية الإخصاب ولكن يمكن أن تلقح بواسطة أحد الذكور . ولا يتم الإخصاب الخلطى بين الأفراد الخناث والقليل فقط من البيض الذى لا يخصب ينشأ منه ذكور .

١٢ - ٣ - ٢ إنتاج إناث فقط

إنتاج الإناث عن طريق التكاثر البكرى هو النوع الأكثر شيوعا فى كثير من أجناس الحشرات التى تتكاثر بكريا ومعلوم حدوثه فى العديد من افراد فصيلة Acrididae (هاملتون Hamiltomn عام ١٩٥٥) . فإناث الجراد فى جنس ***Schistocerca*** الغير ملقحه تعيش فترة أطول من الإناث الملقحة ولكنها تضع تقريبا نفس اعداد البيض . ومعظم هذا البيض يبدأ فى النمو الجنينى ولكن حوالى ٢٥٪ منه فقط يفقس وبالإضافة إلى ذلك نسبة الموت تكون مرتفعه بالعمر اليرقى الأول . إذن فحيويه البيض الغير مخصب أقل بكثير من حيويه البيض المخصب ولكن مع ذلك

يمكن تربية جنس *Schistocerca* لسته أجيال متتالية عن طريق التكاثر البكرى ويبدو أن البيض الذى يستمر نموه هو ذلك الذى تتضاعف فيه الكروموسومات بعد الإنقسام الأختزالى . وكذلك فى الصراصير ، فالاناث الغير ملقحه تعيش مده أطول وتضع عدداً أقل من البيض عن الإناث الملقحه ولكن البيض يكون ضعيف الحيويه (روث وويليس ,Roth and Willis عام ٩٥٦) . فى جنس *Bombyx* تختلف قابلية الحشرات للتكاثر البكرى المؤقت فى الأنواع المختلفة .

وفى حشرات أخرى يتم انتاج الإناث بالتكاثر البكرى بصفه منتظمة ، فمثلا فى جنس *Carausius* وبعض حشرات هدبية الأجنحة تكون الذكور نادره الوجود ، وتتكاثر معظم العشيرة تكاثرا بكريا . أحيانا كما فى بعض الحشرات التابعه لجنس Psychidae و Coccidae توجد سلاله تتكاثر بكريا بجانب سلاله ثنائية الجنس .

إذاً فى جنس *Lecanium* (رتبة نصفية الأجنحة المتجانسه) توجد سلاله كلها من الإناث التى تتناسل بالإنقسام المباشر apomictically وسلاله أخرى تضم الجنسين ويظهر بها التكاثر البكرى بانتاج الإناث إختيارياً . فى هذه الحاله البيض المخصب قد ينشأ منه ذكور أو إناث أما البيض الغير مخصب فينمو بالإنقسام الذاتى وينشأ منه إناث فقط ، عاده توجد مثل هذه السلالات فى مناطق بيئية مختلفة ، فمثلا فى السوس *Otiorrhynchus dubius*، توجد سلاله تتكاثر بكريا فى شمال أوروبا وسلاله تحتوي على الجنسين فى وسط أوروبا ، وظاهرة التكاثر البكرى تكون عاده أكثر شيوعيا فى الشمال عن الجنوب فمثلا ٧٥٪ من افراد خنافس *Otiorrhynchus dubius* تتكاثر بكريا فى بلاد سكنديفيا فى حين أن ٢٨٪ منها فقط يتناسل بهذه الوسيله فى منطقة ألب التمسا .

ويتم التكاثر البكرى بانتاج الإناث فى القليل من حشرات حرشفية الأجنحة مثل جنس *Solenobia* وهذا يثير السؤال الخاص بتحديد الجنس حيث أن إناث حرشفية الأجنحة غير متجانسة الجاميطات . فانتاج الإناث فى هذه الحاله يكون نتيجة لمرور الكروموسوم X إلى الجسم القطبى عند النضج بحيث يتبقى فقط كروموسوم Y بالبيضة ، أو أن نواتين قطبيتين قد تتحدان لتعطيان انثى بها التركيب XY أو XO فى حين أن نواه البيضة تتحلل . ويوجد إقتراح مختلف تماما يقترح أن الإناث تكون متجانسه الكروموسات أى (YY) وبالتالى تكونَ قادرة فقط على انتاج إناث (وايت White عام ١٩٥٤) ، (ساومولنيين ,Sounolainen عام ١٩٦٢) .

ويحدث إنتاج الإناث بكريا فى أنواع كثير من الحشرات ويعتقد أنه يحدث فى كثيرة من المناسبات ، نتيجه الانقسام البكرى المباشر أو الانقسام البكرى الذاتى وفى الغالب يمتاز عن التكاثر الذي يتم بإخصاب البيض بأن الأنثى تقتضى معظم وقتها فى التغذية والتكاثر ولا تفقد وقتها فى البحث عن الذكر .وحيث أن التعداد الكلى من الإناث فالكفاءه التناسليه تكون أعلى بكثير عنها فى حاله وجود نصف التعداد من الذكور . لكن هذه الامتيازات تتعادل بغياب إعادة الخلط الوراثى الذى يتم عند التزواج والتأثير الطويل المدى الناشىء من إنتاج الإناث فقط ، فى الكثير من الحالات يمنع على الأقل نوعا معينا من الحشرات من التأقلم بالتغيرات البيئية بحيث يكون مصيرها الموت أو الرجوع إلى التكاثر الجنسى .

١٢ - ٣ - ٣ تبادل الاجيال

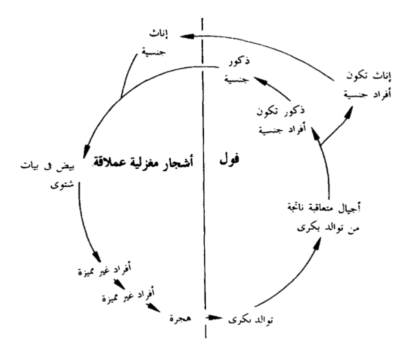
تجمع أنواع عديدة من الحشرات بين إمتيازات التكاثر البكرى مع امتيازات التكاثر الجنسى وذلك بواسطة تبادل الأجيال . على سبيل المثال فالحشرات التابعة لفصيلة Cynipidae وهي عادة ثنائية الجيل يتم فيها تبادل الأجيال فى السنة حيث يتكاثر جيلا تكاثراً بكريا مع جيل آخر يتكاثر تكاثراً جنسيا . فمثلا فى حشرات ***Neuroterus lenticularis*** (رتبة غشائية الأجنحة) يتكون حويصلات بالسطح السفلى لأوراق شجر البلوط الذى تبيت فيه الحشرات فى فترة الشتاء . وتظهر الإناث فى الربيع وتبدأ فى وضع البيض ويحدث فى بعض البيض انقسام إختزالى . ونظرا لغياب الذكور لايحدث إخصاب ، فيكون البيض عندئذ فردى الصبغيات وينشأ منه ذكور . وتضع إناث أخرى بيضا ولكن لا يحدث فيه الإنقسام الاختزالى وينشأ من هذا البيض إناث وبهذه الوسيلة ينشأ جيل ثانى به ذكور وإناث ويتم التزواج بينهما . وتضع الإناث بيضا مخصبا سينشأ منه إناث جيل فصل الربيع التالى .

وفى المن توجد ظاهرة تبادل أجيال بصوره أكثر تعقيدا حيث تتكاثر بكريا لعده أجيال خلال فصل الصيف (شكل ١٢ - ٧) كما فى ***Aphis fabae*** ويحدث تبادل للعوائل النباتية ، فالجيل الأول يخرج فى فصل الربيع من بيض تم يدخل فى التشتيه فى فصل الشتاء على أشجار **Spindle** والافراد الناشئة من هذا البيض تكون كلها من الإناث **Fundatrices** التى قد تنتج بيضا يخرج فيه جيل أو أكثر أفراده عديمه الأجنحة تسمى **Fundatrigeniae** قبل ظهور جيل حشرات مجنحة مهاجره **migrantes** . وهذه الأفراد تهاجر إلى نباتات الفول وتنتج منها افرادا غير مجنحة وتعرف باسم **alienicolae** الذى قد يوجد منها عده أجيال متعاقبة وأخيراً ينشأ من هده الأفراد نوع مختلط الجنس **Sexuparae** بعضها مجنح وتعود إلى اشجار **Spindle** والبعض الآخر غير مجنح . الافراد الأولى تنتج ذريه كلها من الإناث الغير مجنحه فى حين أن الافراد الثانية تنتج ذرية كلها من الذكور المجنحة وينضم الجنسين ويتم التزواج بينهما ثم تضع الإناث بيضا تتم تشتيته خلال فصل الشتاء .

إذاً فجميع أجيال المن تتكاثر بكريا وتنتج إناثا ما عدا الجيل الأخير فقط الذى يتكاثر جنسيا . فى بعض الأجناس مثل ***Tetraneura*** ينتج صنف واحد مختلط الجنس وهذه الأفراد تنتج الجنسين الذكور والإناث بظاهرة الأزدواج الجنسى **amphitoky** .

وتنشأ إناث المن بالإنفسام البكرى الذاتى (ليز ,Lees عام ١٩٦٦) . فى حين أن ذكور المن تنتج نتيجة فقد كروموسوم X إلى جسم قطبى عند الإنقسام الإختزالى ، ولو أنه لا يحدث نقص الفلجات الأولية **Autosomes** . إذاً تحصل البيضة على تركيب X O المميز للذكر . ويتحكم فى الذكور عوامل بيئية ولكن من غير المعروف كيفيه تحكم البيئة فى سلوك الكروموسومات (ليز ,Lees عام ١٩٦٦) . ومراحل تكوين الحيوانات المنوية فى ذكور المن مميزه فمن المحقق أن جميع البيض المخصب ينتج إناث . وعند الإنقسام الإختزالى الأول يتكون نوعان من الخلايا المنوية ، بعضا به كروموسوم X والبعض الآخر بدونه . تتحلل الأخيره ويتبقى فقط المحتويه على الكروموسوم X الذى يدخل فى الإنقسام الإختزالى الثانى مكونا الحيوان المنوى . وبالتالى عند إخصابه للبيضه ينشأ منها إناث فقط .

ويمتاز تكاثر حشرات المن بأنه سريع جدا ويشمل التكاثر البكرى مع ولاده أحياء وكذلك تكاثر الأطوار الغير كامله بحيث تكون الأجيال المتتالية متداخله . فى المناطق الاستوائية نظر لاستمرار الظروف البيئية الملائمة قد يتكاثر المن بكريا باستمرار بدون تداخل التكاثر الجُنسى .



شكل (١٢ - ٧) : تبادل الأجيال الجنسية والبكرية فى المن من جنس *Aphis* . (عن إيمز Imms عام ١٩٥٧) .

ويحدث هذا ايضا فى الحشرات التابعه لفصيله Cecidomyidae حيث تتداخل الأجيال .

١٢ - ٤ تكاثر الأطوار الغير كاملة Paedogenesis

أحيانا تنضج الأطوار الغير كاملة للحشرات مبكرا وتستطيع أن تتكاثر ، هذه الظاهرة تسمى Paedogenesis أى تكاثر الأطوار الغير كاملة . تنشأ هذه الظاهرة نتيجة عدم توازن هرمونى ومعظم الحشرات التى تتكاثر فيها الأطوار الغير بالغة تشمل تكاثر بكرى وولاده أحياء . ويبدأ نمو الذريه الناتجه من تكاثر الأطوار الغير كاملة عاده فى طور اليرقة ، وهذه الحشرات يمكن أن تقسّم حسب الطور الحشرى الذى يضع الذرية . على سبيل المثال يرقات جنسى *Micromalthus* و *Miastor* تلد يرقات أو أحيانا قد تضع بيضا .

تكاثر الاطوار الغير كاملة فى ذباب جنس *Miastor* يتم تحت الظروف الغذائيه الجيده جدا أو السيئه جدا . تتحرر اليرقات الصغيره للطور اليرقى المتناسل لذباب *Miastor* فى تجويف الجسم وتبدأ فى التغذيه على أنسجه الأم وفى آخر الأمر تخرج من جدار جسم الأم . وتحت الظروف الغذائيه المناسبه تتطور الذريه إلى حشرات كامله .

أما فى جنس *Macromalthus* فلديها خمسة أشكال تناسليه : حشرات كامله من ذكور بالغه وإناث بالغه ، أو ذكور ناتجه ليرقات ، أو إناث ناتجه ليرقات أو يرقات ناتجه لذكور وإناث . فى هذا الجنس يوجد تطور خاص يعرف heteromorphosis أو مختلف الشكل (شكل ١٢ - ٨) . فالشكل الناشىء من البيضة ويسمى المثلثى triungulun ينسلخ ليعطى يرقه عديمه الأرجل التى قد تنمو بإحدى الطرق الآتية .

(ا) قد تتحول إلى عذراء ويخرج منها حشرات كاملة من الإناث . أو ،

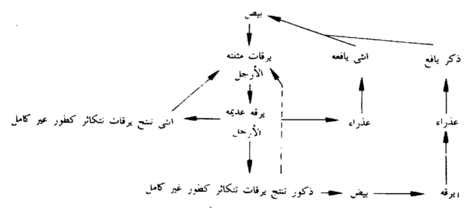
(ب) قد تنسلخ إلى شكل يرقى يتكاثر فى هذا الطور وينتج منه ذكور أو ،

(جـ) تتكاثر اليرقة وتنتج عنها مثلثيات **triungulun** . اليرقات الناتجة للذكور تضع بيضه واحده محتويه على جنين ولكن تلتصق البيضه بجسم الأب وعند فقسها تخرج منها يرقه تتغذى على اليرقة الأب . إذاً لسبب ما لا تأكل اليرقة الاب فبالتالى تنتج ذرية صغيرة من يرقات مؤنثة (سكوت Scott, عام ١٩٤١) ، (برينجل J. A. Pringle عام ١٩٣٨) .

فى حشرات Cecidomyids جنس *Tekomyia* و *Henria* يلد طور العذراء يرقات . ويرقات هذه الحشرات توجد على نوعين ، نوع يتحول إلى عذراء ومنها تخرج حشره كامله طبيعيا ، ونوع يتحول إلى شبه عذراء Semipupa وتتخذ شكلا مستديرا . وفى جنس *Henria* يظهر بها أجنحه وأرجل أثرية . وحضنه من اليرقات عددهم عاده بين ٣٠ و ٦٠ تهرب من شبه العذراء عن طريق تمزيق جدار الجسم (ويات **I. J, Wyatt**) عام ١٩٦١) . كذلك يقترح (ويات Wyatt عام ١٩٦٣) أنه يتم ايضا تكاثر لطور العذراء فى ***Heteropega*** (Oligarces) . فتتحرر اليرقات فى التجويف الدموى لليرقة الأب ، ولكنها تهرب من الشكل الذى إعتبره شبه عذراء الذى به تستطيع أن تبقى حيه إلى ١٨ شهر تحت الظروف الرطبه . ويعتبر التكاثر بواسطه الأطوار الغير كامله وسيله التناسل الأساسية لهذه الحشرات ولو أنه قد تتكون حشرات كاملة طبيعيه ليس من المؤكد أنها تستطيع إنتاج ذرية قابله للحياه والنمو .

ويحدث التكاثر بواسطة الأطوار الغير كامله ايضا فى حشرات المن وفى هذه الحاله لا تلد الذريه إلا عند وصول الحشرة الأم إلى الطور الكامل ، وتطورها قد يبدأ قبل ولادتها واثناء وجودها فى القنوات التناسلية لجيل الأجداد . ويستمر تطور الذرية خلال العمر اليرقى للحشرة الأم .

فى البقة *Hesperoctenes* فقد وجد مثال لتكاثر الأطوار الغير كاملة ولكن مع حدوث إخصاب فى بعض يرقات العمر الأخير فقد وجد حيوانات منوية فى تجويفها الدموى نتيجة حدوث إخصاب فى تجويف الجسم . وهذه الحيوانات المنوية تخصب البيض الذى ينمو فى مبايض اليرقة .



شكل (١٢ ــ ٨) : رسم موضح دوره حياة جنس *Micromalthus*
(عن برنجل Pringle سنه ١٩٣٨)

الفصل الثالث عشر
الفقس والنمو بعد الجنينى

HATCHING AND POSTEMBRYONIC DEVELOPMENT

تقوم اليرقة بعد اكتمال نموها بداخل البيضة بشق أغشية البيضة وقد يكون لديها أداة خاصة للقيام بهذه المهمة . وأثناء الفقس أو بعده مباشرة تطرح كثير من الحشرات جليدها الجنينى .

بعد الفقس تبدأ اليرقة فى التغذية والنمو ، وبما أن درجة تمدد الجليد محدودة فإنه لابد أن يتخلل مرحلة النمو عدداً من الإنسلاخات . ويتفاوت عدد مرات الإنسلاخ فى الحشرات المختلفة وعادة يقل عددها فى الحشرات الأكثر تقدماً وعموماً تزداد وزن الحشرة تدريجياً . والمقاييس الطولية لجسم الحشرة قد يزداد فى خطوات متوافقة مع الإنسلاخات أو قد تكون تقريباً مستمرة إذا كان تركيب جدار الجسم غشائى كما هو الحال فى كثير من اليرقات . بما أن مناطق الجسم تنمو بمعدلات مختلفة فبالتالى لا يمكن توضيح النمو بعلاقة رياضة بسيطة ، حيث أن نمو طبقة البشرة epidermis والأعضاء الداخلية قد يستلزم زيادة فى حجم الخلية أو زيادة فى عدد الخلايا .

ويشمل النمو من الشكل اليرقى إلى الحشرة الكاملة عدة درجات من التطور وفى كثير من الحشرات يرتبط الشكل اليرقى بشكل الحشرة الكاملة بواسطة بعض الاعتبارات المورفولوجية ولكن فى أحيان أخرى يوجد طور العذراء الذى يتوسط العمر اليرقى الأخير والطور الكامل ، وهذا الطور يسمح بتحور كبير فى الشكل والسلوك بين اليرقة والحشرة الكاملة فى هذه الحالة قد تتخذ اليرقات عدة أشكال ، أحيانا تغير اليرقة من سلوكها أو البيئة التى تعيش فيها أثناء فترة حياتها ويلازم ذلك تغير فى الشكل وتعرف هذه الظاهرة بالتحول غير المتجانس heteromorphosis .

الفقس *HATCHING*

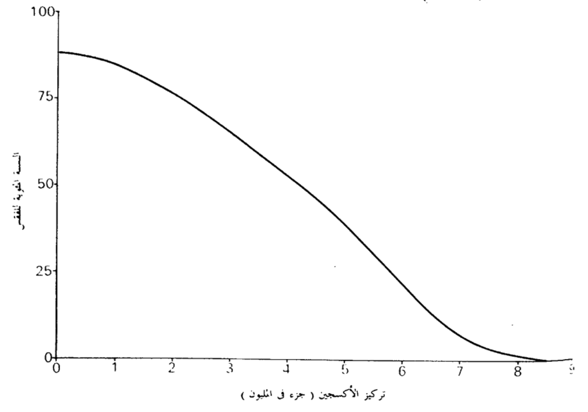
١٣ - ١ الخروج من البيضة Escape from the egg

١٣ - ١ - ١ منبهات الفقس

تخرج اليرقة كاملة التكوين من البيضة عن طريق تمزيق كل من الغشاء المحى والجليد المصلى فى حالة وجوده

وقشرة البيض . المنبهات التى تنبه الفقس غالباً غير معروفة وفى كثير من الحالات يتم الفقس فى أى وقت يكون الجنين مستعد لذلك حتى أنه فى بعض الحالات يمكن لبعض العوامل المنبهة الخارجية أن تؤثر على الفقس . فوجد مثلاً أن بيض الجراد من جنس *Schistocerca* يفقس أساساً عند شروق الشمس (هونتر - جونز -Hunter) Jones عام ١٩٦٦) . وبيض جنس *Epitheca* (رتبة الرعاشات) يفقس عند غروب الشمس (كوربت (Corbet, عام ١٩٦٢) .

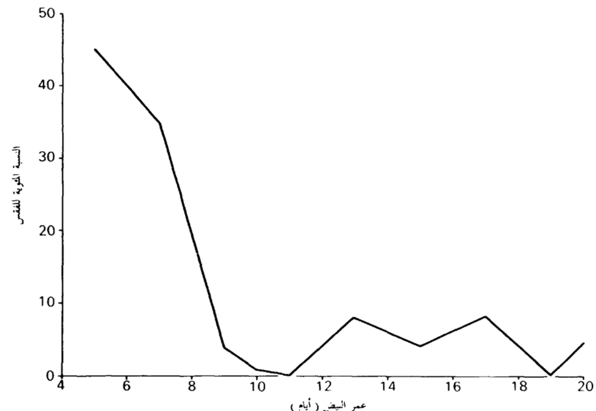
فى بعض الحالات توجد تنبيهات خاصة للفقس فمثلاً بيض أنواع جنس *Lestes* (رتبة الرعاشات) يفقس عند بلل البيض بشرط أن تكون درجة الحرارة أعلى من درجة معينة ويفقس بيض بعوض *Aedes* عند غمرة فى ماء مزال منه الأكسجين ، كلما قل جهد الأكسجين زادت نسبة الفقس (شكل ١٣ - ١) وتختلف الإستجابة باختلاف عمر البيضة فتكون اليرقات أكثر حساسية بعد اكتمال نموها وفى هذه الحالة يتم الفقس حتى فى الماء المشبع بالأكسجين (شكل ١٣ - ٢) . ولكن إذا لم يبلل البيض لفترة فيتم الفقس فقط عند الإنخفاض الشديد فى معدل الأكسجين ويستشعر انخفاض معدل الأكسجين مركز حسى بمنطقة الرأس أو الصدر وأقصى درجة حساسية تتزامن مع فترة نشاط قصوى للجهاز العصبى المركزى بدلالة تركيز مادة الاسيتيل كولين . ولإنخفاض معدل الأكسجين تأثير عكسى تماماً على فقس اليرقات من بيض *Agabus* الذى يتم فقط فى ماء غنى بالأكسجين ، (جاكسون Jackson, عام ١٩٥٨) .



شكل (١٣ ـ ١) : النسبة المئوية للفقس فى بيض بعوضة *Aedes* الذى يوضع فى الماء المحتوى على نسب مختلفة من تركيزات الأكسجين وتركيزات رطوبة نسبيه من ٩٠ ـ ١٠٠٪ (عن كليمنتس ١٩٦٣) .

ومن ضمن الحشرات الأرضية جنس *Dermatobia* (رتبة ثنائية الأجنحة) التى ينبه دفء جسم العائل بيضها للفقس فى حين أنه فى بيض النطاط نجد أن فقس بيضة وخروج يرقة منها يؤدى ميكانيكيا إلى إزعاج غيرها من البيض بنفس الكتلة ويجبرها للفقس ، وبالتالى يفقس بيض الكتلة الواحدة تقريباً فى وقت متقارب جداً (أوفاروف Uvarov عام ١٩٦٦) .

كذلك تعتبر درجات الحرارة المناسبة أساسية لفقس بيض جميع أنواع الحشرات ويوجد حد معين لإنخفاض درجة الحرارة عنده لا يتم الفقس وتختلف الدرجة باختلاف الحشرات فتكون حوالى ٨° م فى بق *Cimex* ، ١٣° م فى *Oncopeltus* و ٢٠° م فى الجراد من جنس *Schistocerca* . ويلاحظ أن درجات الحرارة الملائمة لفقس البيض تختلف عن درجة الحرارة الملائمة لإكتمال النمو الجنينى ، فقد ترتفع عنها كما فى جنس *Cimex* (١٣° م) أو تقل عنها كما جنس *Schistocerca* (حوالى ١٥° م) . وفشل الفقس فى درجات الحرارة المنخفضة قد يكون له علاقة بقلة نشاط اليرقة . فمثلاً يرقات جراد *Schistocerca* حديثة الفقس تكون عادة غير طبيعية النشاط فى درجة حرارة أقل من ١٧° م ويستمر نشاط الحشرة بطىء فى درجة الحرارة أقل من ٢٧° م (حسين .Hussein, عام ١٩٣٧) . وعادة يقل نشاط البق من جنس *Cimex* فى درجة حرارة أقل من ١١° م . بالإضافة إلى ذلك فإن درجات الحرارة لابد أن ترتفع إلى حد معين حتى تستطيع الأنزيمات الهاضمة لطبقة الجليد المصلى القيام بوظيفتها بكفاءة .



شكل (١٣ ـــ ٢) : نسبة الفقس المئوية لبيض بعوضة *Aedes* فى أعمار مختلفة تحت ظروف غير نموذجية مثل الماء المشبع بالهواء الذائب . فقد حضنت اليرقات الصغيرة السن تحت هذه الظروف ، اليرقات التى استمر وجودها فى الماء الفقير فى الهواء لبعض الوقت لتشجيعها على الفق .

١٣ - ١ - ٢ ميكانيكية الفقس

تشق معظم الحشرات طريقها من البيضة عن طريق ابتلاع السائل الرهلى مما يؤدى إلى زيادة حجمها ثم عن طريق دفع الدم إلى الأمام بواسطة انقباضات البطن وبالتالى تبذل منطقة الرأس ضغطاً على قشرة البيضة . قد تزيد الحشرة أحياناً عن حجمها من طريق ابتلاع الهواء الذى ينفذ من قشرة البيضة أو الذى يدخل بداخلها عقب التمزيق الأولى لأغلفة البيضة . وتوجد فى جنس *Acheta* عضلات خاصة فى جسم اليرقة تساعدها فى عملية ضخ الدم وهذه العضلات تتحلل بعد الفقس . ويلاحظ أنه توجد عضلات مماثلة فى حشرات أخرى تكون فعالة فقط وقت الإنسلاخ .

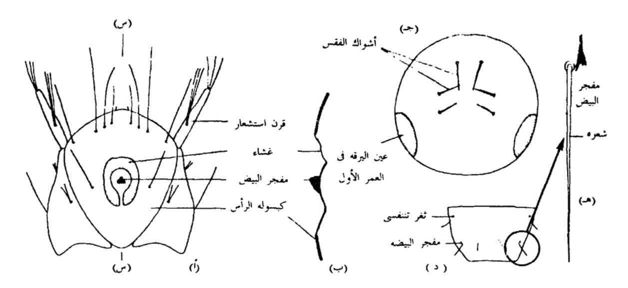
قد تنشق قشرة البيض بأسلوب غير منتظم معتمدة على المكان الذى تم به الضغط الداخلى فمثلاً فى جنس *Agabus* يظهر شق طولى بقشرة البيضة وفى حالات أخرى تنشق قشرة البيضة على طول خط ضعف كالذى يشاهد فى خطوط الفقس الطولية فى *Calliphora* أو عند نقطة إتصال جسم قشرة البيضة مع غطاء البيضة كما فى رتبة نصفية الأجنحة غير المتجانسة . وفى بيض البعوض من جنس *Aedes* يوجد خط ضعف فى طبقة الجليد المصلى ومنه يمتد شق بطريقة سلبية بقشرة البيضة وربما يكون ذلك بسبب شدة الإتصال بين طبقة المصلية وقشرة البيض (جادسون وهوكاما, Judson and Hokama عام ١٩٦٣) .

وقد تتم عملية الفقس فى كثير من بيض الحشرات بمساعدة من أعضاء جليدية توجد عادة على منطقة الرأس ، وتسمى بمفجرات البيضة egg busters . وقد توجد هذه الأعضاء على جليد الرأس الجنينى فى رتب الرعاشات ، مستقيمة الأجنحة ، نصفية الأجنحة غير المتجانسة ، شبكية الأجنحة و Trichoptera أو قد توجد على جليد اليرقات بالعمر الأول فى الحشرات التابعة لرتبة البراغيث Siphonaptera وفصيلة Carabidae وتحت رتبة Nematocera وتختلف أشكال مفجرات البيضة فمثلاً فى فصيلة Pentatomidae تأخذ هيئة سن مركزى على شكل حرف Y أو T . وأحياناً كما فى البراغيث والبعوض وذباب جنس *Glossina* قد يوجد السن فى منخفض غشائى يمكن إنتصابه نتيجة زيادة ضغط الدم به (شكل ١٣ - ٣ ، ب) . فى جنس *Agabus* يوجد مفجر البيضة على هيئة شوكة Spine على جانبى الرأس أما فى Cimicomorpha فيوجد صف من الأشواك على جانبى الوجه يمتد بين العين والشفة العليا (شكل ١٣ - ٣) . وفى جنس *Polyplax* من رتبة *Siphunculata* يوجد بها زوج من الأشواك ذات نصل رحى الشكل ينشأ من انخفاضات ، أما فى القمل من جنس *Pediculus* فيوجد به خمسة أزواج من هذه الأنصال وفى جنس *Haematopinus* يوجد من ٩ أو ١٠ أزواج .

فى كثير من الحشرات التابعة لتحت رتبة Polyphaga توجد مفجرات البيضة على العقل الصدرية أو البطنية لليرقات بالعمر الأول (فان إمدن Van Emden عام ١٩٤٦) . فمثلاً فى جنس *Meligethes* يوجد سن على كل جانب العقل الصدرية الأولية الوسطى والخلفية فى حين أن يرقات Tenebrionids يوجد بها سن صغير على كل جانب من ترجات العقل الصدرية الأولية الوسطى والخلفيه وكذلك على الحلقات البطنيه من الأولى إلى الثامنه (شكل ١٣ - ٣ د ، هـ) .

وكيفية قيام مفجرات البيض بوظائفها غير واضحة بالضبط . ويعتقد(جاكسون Jackson عام ١٩٥٨) . أنه فى جنس *Agabus* حيث تكون قشرة البيض ضعيفة تكون مفجرات البيض غير فعالة بها . وفى حالات أخرى

تستخدم مفجرات البيض فى الضغط الداخلى على قشرة البيضة إلى ان تتمكن من ثقبها ثم يحدث شق بواسطة حركات ضاغطة مناسبة بواسطة للرأس . وتستغل يرقات جنس ***Dacus*** (رتبة ثنائية الأجنحه) خطاطيف الفم بطريقة مماثلة لمفجرات البيضة حيث تكرر إبرازها إلى أن تمكن من قطع قشرة البيض (أندرسون **D. T. Anderson,** عام ١٩٦٢) . ويستعمل النصل الرمحى فى حشرات ***Polyplax*** وكذلك الأشواك فى البق من جنس ***Cimex*** بنفس الأسلوب لإحداث قطع فى الغشاء المحى ثم يتم كسر قشرة البيضة نتيجة لقوة الدفع (سيكيس ويجلزوورث **Siks and Wigglesworth,** عام ١٩٣١) .



شكل (١٣ ــ ٣) : مفجر البيضة (أ) رأس العمر اليرق الأول *Iodes*. **(ب) رسم توضيحى لقطاع رأسى خلال (أ) حتى الخط س س (جـ) رأس الجنين لحشرة** *Rhinocons* **حيث يرى الجنين (د) منظر ظهرى للحلقة البطنية الثامنة للعمر اليرق الأول لحشرة** *Tenedris* **تنبريو (هـ) شعره ومفجرة البيضة مكبرة (عن مارشال ١٩٣٨ ، سوث وود ١٩٥٦ ، وفإن إمدن عام ١٩٤٦) .**

فى الحشرات التابعة لفصيلة ***Acrididae*** يوجد بمنطقة العنق منطقة غشائية رقيقة وتكون هذه المنطقة قابلة للتمدد من الجهة الظهرية نتيجة ضخ الدم بها . وتحدث هذه الإنتفاضات العنقية ضغطا على الجليد المصلى الذى يكون فى هذه الحشرات العائق الأساسى لعملية الفقس ، حيث يحدث تشقق بقشرة البيض كنتيجة انتفاخ الجنين أثناء نموه كذلك فى هذه المجموعة من الحشرات وربما أيضاً فى رتبة نصفية الأجنحة غير المتجانسة التى تمتاز بوجود طبقة سميكة من الجليد المصلى يساعد فى الفقس افراز إنزيم بواسطة الأرجل البلورية الذى يقوم بهضم طبقة الجليد المصلى الداخلى **Serosal endocuticle** .

وعند الفقس تلجأ يرقات حرشفية الأجنحة إلى قرض قشرة البيض بواسطه أجزاء الفم وبعد الفقس تستمر فى التغذية عليها ولا يتبقى منها سوى الجزء القاعدى فقط . فى ***Pieris brassicae*** حيث يوضع البيض فى مجاميع قد تقوم اليرقة حديثة الفقس بقرض قمة البيض المجاور لها الذى لم يفقس (ديفيد وجاردينر **David and Gardiner,** عام ١٩٦٢) .

وعندما يتم وضع البيض داخل كيس بيض فينبغى على اليرقات حديثة الفقس أن تخرج منه بعد التحرر من قشرة البيضة . فمثلا فى الصراصير من جنس *Blattaria* ينشق كيس البيض قبل الفقس بسبب انتفاخ البيض وعند فقس بيض الجراد Acridids تتمكن اليرقات من التسلل خلال المادة الرغوية التى تكسو كتلة البيض وتكون اليرقات مغلفة بالجليد الجنينى ، وفى هذه الحشرات تنمو العضلات الطولية الظهرية بصورة متخصصة لتسهل خروج الحشرات بدليل أنه ليس لهذه العضلات أى وظيفة بعد الفقس (توماس Thomas عام ١٩٥٤) . كذلك يساعد الإنتفاخ العنقى حركة اليرقات فأثناء إندفاع الرأس فى الشق الضيق يكون الانتفاخ منكمش ثم يتمدد ليعطى وسيلة يتمكن بواسطتها سحب البطن . عند خروج اليرقات من البيض فتكون متجهة إلى أعلى ثم تتحرك على الخط الأقل مقاومة . وتخرج حشرات فرس النبى من كيس البيض بأسلوب مماثل .

١٣ - ٢ الإنسلاخ الوسطى Intermediate moult

فى الحشرات التى تقتنى جليداً جنينيا ينفصل هذا الجليد قبل الفقس بفترة قصيرة عن طبقة فوق الجليد التى توجد بأسفلة ، ولكن لا يتم طرحه ، وبالتالى عند الفقس تعرف اليرقة بأنها فى الطور التمهيدى الأول Pharate first instar ويتم إنتزاع الجليد أثناء الفقس أو بعده مباشرة ويطلق على هذا الإنسلاخ بالإنسلاخ المتوسط intermediate moult . فمثلاً عند فقس يرقات جنس *Cimex* من البيضة تبتلع البقه كمية من الهواء وبواسطة عمليات ضخ يحدث شق الجليد الجنينى بمنطقة رأس اليرقة ، ينزع الجليد بإستمرار تحرر اليرقة من البيضة ويلتصق هذا الجليد بقشرة البيض الفارغة (سيلكس ووجلزوورث Silkes and Wigglesworth عام ١٩٣١) . وفى حشرات نصفية الأجنحة غير المتجانسة يشتبك الجليد الجنينى بالكوريون من الداخل .

ويتم الإنسلاخ المتوسط فى Acridids بعد الفقس حيث يبدأ أثناء خروج اليرقات إلى سطح التربة وينشق هذا الجليد بفعل الإنتفاخ العنقى .

النمو بعد الجنينى

POSTEMBRYONIC DEVELOPMENT

يقسم تاريخ حياة الحشره إلى سلسلة من الأطوار يفصل بين كل طور وآخر إنسلاخ ويعرف الشكل الذى تتخذه الحشرة بين انسلاخين بالعمر instar . يعرف الشكل الذى يلى الإنسلاخ المتوسط بالعمر الأول وبعده تنسلخ منه الحشرة إلى عمر ثانى Second instar وهكذا إلى أن تصل الحشرة إلى صورتها الكاملة وتعرف حينئذ بالطور اليافع أو الكامل imago or adult ولا تحدث انسلاخات فى هذا الطور إلا فى مجموعة Apterygota .

١٣ - ٣ عدد الأعمار Number of instars

يزداد عدد الأعمار اليرقية عادة فى الحشرات البدائية عنها فى الحشرات الأكثر رقياً فمثلاً تنسلخ حشرتا *Stenonema, Ephemera* من رتبة ذباب مايو Ephemeroptera ٣٠ و ٤٠ مرة على التوالى ، أما حشرات

نصفية الأجنحة غير المتجانسة لديها خمسة أعمار يرقية عادة وفى تحت رتبه **Nematocera** توجد أربعة أعمار فقط . ويلاحظ كذلك أن حشرات المجموعة الواحدة قد تختلف فى عدد إنسلاخها .

وعدد الأعمار اليرقية التى يمر بها جنس معين غير ثابت دائماً . ففى الحشرات التابعة لرتبه مستقيمة الأجنحة حيث تكون الأنثى أكبر حجماً من الذكر ، يكون لديها عمر يرق يزيد عن أعمار الذكر بواحد . كذلك اليرقات الناشئة من بيض صغير الحجم عادة تنمو ببطء ولها عمر يرق إضافى . وفى جنس ***Nomadocris*** قد يوجد له ٦ أو ٧ أو حتى ٨ أعمار يرقية وفقاً لمعاملة الآباء (البرشت **Albrecht** عام ١٩٥٥) . فى جنس ***Plusia*** وبعض حشرات حرشفية الأجنحة فاليرقات المرباه فى صورة فردية قد تمر فى ٥ ، ٦ ، أو ٧ أعمار فى حين اليرقات المرباه فى مجاميع لها خمسة أعمار فقط . (لونج **,Long** عام ١٩٥٣) .

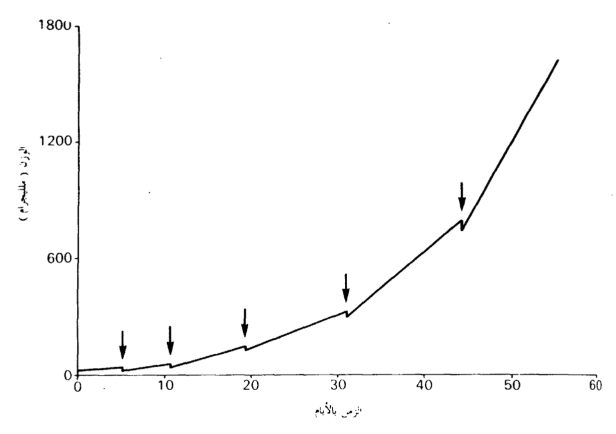
١٣ - ٤ النمو **Growth**

١٣ - ٤ - ١ الوزن

يزيد وزن الحشرات زياده تصاعديه خلال أعمارها اليرقية المتعاقبة وعاده تكون الزياده أكثر وضوحا فى الأعمار الأولى عن الأعمار المتقدمة . وعلى سبيل المثال يزداد وزن حوريات الجراد ***Schistocerca*** ١٥ مرة فى الأربعة عشر يوما الأولى من حياتها أى بعد الفقس ، فى حين تكون الزيادة ٤,٥ مره فقط فى الأربعة عشر يوماً التالية لذلك . كذلك يكون معدل الزيادة فى الوزن أعلى فى الإناث عن الذكور وكذلك وزنها النهائى ، فتزن الحشرات حديثه الفقس ١٨ ملليجرام وعند خروج الحشرات الكاملة يزداد وزن الذكر إلى ١٤٠٠ مللحرام والأنثى إلى ١٨٠٠ ملليجرام (ديفى **,P. M.Davey** سنه ١٩٥٤) .

ويزداد فى الأحوال النموذجية الوزن تدريجيا خلال مرحلة النمو ثم ينخفض قليلا وقت الإنسلاخ نتيجة فقد الجليد وفقد كمية من الماء الذى لا يعوض بسبب عدم تغذية الحشرة . وبعد مرحلة الإنسلاخ يرتفع الوزن بسرعة ويزداد عن مستواه السابق (شكل ١٣ - ٤) . فى بعض الحشرات المائية لا يحدث انخفاض فى الوزن بعد الإنسلاخ وعلى العكس توجد زيادة حاده فى الوزن نتيجة لامتصاص الماء إما عن طريق الجليد أو بواسطة القناة الهضمية .

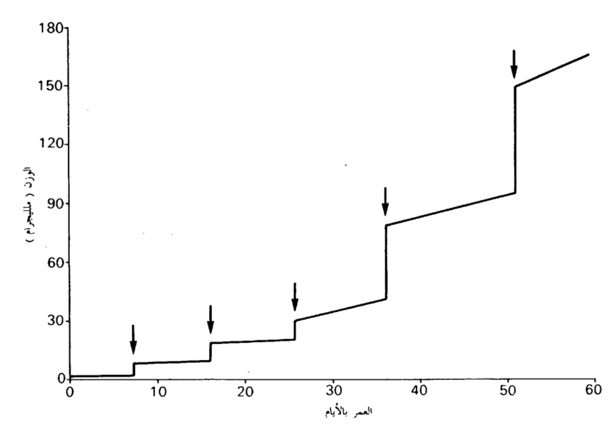
وفى الحشرات الماصة للدم مثل ***Rhodnius*** التى تتغذى مرة واحدة فقط خلال العمر الواحد ، يختلف معدل زيادة النمو بها وفى أثناء فترة إنعدام التغذية يوجد نقص بطىء تدريجى فى الوزن بسبب فقد الماء ولكن الوزن يرتفع بسرعة عند التغذية ثم يليه نقص سريع نتيجة طرد الماء ولكن يوجد زيادة صافية فى الوزن بين كل مظهر والذى يليه .



شكل (١٣ ـــ ٤) : معدل زياده فى وزن إناث جنس *Locusta* فترة الإنسلاخ موضحة بالسهم .
(عن : كلارك Clarke سنه ١٩٥٧ ب) .

ويختلف الوزن النهائى للحشرة الكاملة تبعاً للظروف التى تنمو فيها اعمارها اليرقية . فالنمو السريع تحت ظروف درجات الحراره المرتفعة يؤدى إلى خفة وزن الحشرات الكاملة نسبيا ، مثال ***Dysdercus*** (نصفية الأجنحة غير المتجانسة) ، ولكن فى هذا الجنس يحدث نقص كبير فى الوزن فى حالة عدم توافر الماء اللازم لشرب اليرقات . كذلك قد يؤثر تزاحم الحشرات على الحجم النهائى للحشرة الكاملة وربما يرجع ذلك إلى تأثير التزاحم على معدل النمو ، فيقل حجم الحشرات المرباه فى حشد عن تلك التى توجد فى صورة فردية . ففى تجربة على الحشرات جنس ***Locusta*** حصل على إناث كاملة تزن ١,٥ جرام من يرقات مرباه فى حالة فردية وأخرى تزن ١,٢ جرام من يرقات مرباه فى صورة مزدحمة . (جون وهونتر جون **(Gunn and Hunter- Jones,** سنه ١٩٥٢) . فإذا كانت تربية الحشرة فى صورة منعزلة (فردية) مرتبطة بحدوث عمر يرقى إضافى يكون الإختلاف فى الوزن أكثر وضوحاً .

وبالإضافة إلى ذلك فإن وزن الحشرة الكاملة قد يتأثر بالغذاء الذى تتغذى عليه اليرقات . ويظهر هذا بوضوح فى الحشرات التى تتغذى على النباتات مثل جنس ***Melanoplus*** الذى يختلف فيها وزن الإناث من ١٤٠ ملليجرام إلى ٣٢٠ ملليجرام وذلك تبعا للغذاء المتوفر أثناء الطور اليراقى (بادت **,Pfadt** عام ١٩٤٩) .



شكل (١٣ ــ ٥) : معدل زيادة فى وزن *Notonecta* **(رتبة نصفية الأجنحة غير المتجانسة) . السهم يشير إلى فترة الإنسلاخ (عن وبجلسورث Wigglesworth سنه ١٩٦٥) .**

١٣ - ٤ - ٢ نمو الجليد

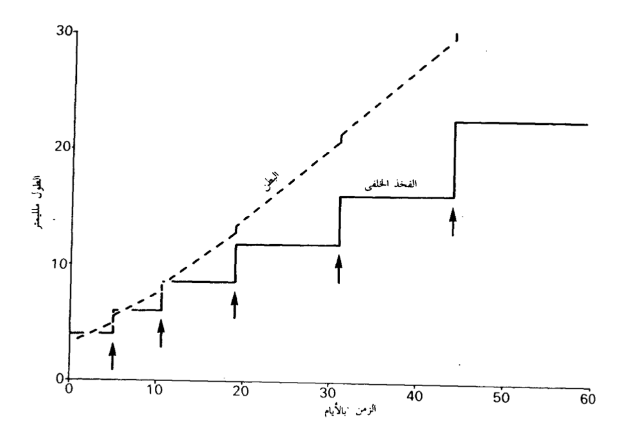
لا يتمدد الجليد التام التصلب sclerotised وبالتالى فلا يتم نمو المناطق المتصلبة إلا عند انسلاخ الحشرة وظهور جليد جديد لينا قابلا للتمدد . يتم نمو المناطق الصلبه إذن فى سلسلة من الخطوات .

أما المناطق الغشائية فتستطيع أن تتمدد إما بواسطة فرد الثنايا . أو بشد الجليد نفسه . وبالتالى فإن التراكيب ذات الجليد الغشائى الكلى أو أى منطقة يغلب فيها التركيب الغشائى ، مثل منطقة البطن فى جنس ***Locusta*** ، يحدث النمو فيها بصفه مستمرة (شكل ١٣ - ٦) أما المناطق الأخرى التى يقل فيها التركيب الغشائى فمعدل النمو بها يكون بدرجة متوسطة خلال العمر الواحد مع زيادة ملحوظة عند كل انسلاخ .

وتحت الظروف المعملية المنتظمة وتوافر الغذاء المناسب يكون معدل نمو مناطق الجليد المتصلب بصورة منتظمة نسبيا بحيث أنه يمكن التعبير عن زيادة الحجم عند كل إنسلاخ بواسطة تعبير رياضى بسيط .

يقترح قانون دا (Dyar law) أن مناطق الجسم المختلفة مثل عرض الرأس تزداد هندسيا بنسبه ثابته لكل نوع من الحشرات (كثرا ما تساوى ١,٤) . أوضح (ريتشاردز Richards عام ١٩٤٩) . إن هذه العلاقة تصح فقط إذا كانت الأطوار أو الأعمار متساويه فى مددها . وخلاف ذلك فيتناسب التغير فى الحجم مع الوقت الذى يتخذه

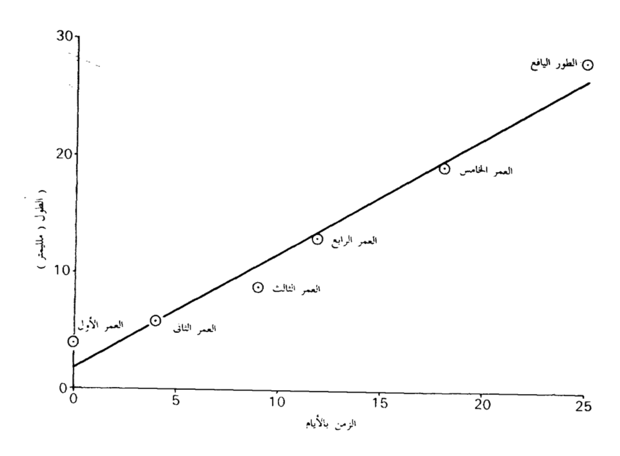
كل عمر وبأخذ ذلك فى الإعتبار يتحصل نسبيا على علاقة خط مستقيم بين العضو ومدة النمو التى إنقضت (شكل ١٣ - ٧) ولكن تحت الظروف الطبيعية المختلفة فإن معدل النمو لا يكون منتظماً وبالتالى يوجد العديد من الإستثناءات عن هذا التعميم . ومع ذلك قد تستعمل فى تحديد عدد الأعمار فى حاله عدم معرفتها .



شكل (١٣ ــ ٦) : معدل الزيادة فى طول الفخذ الخلفى والبطن فى *Locusta* السهم يشير إلى فترة الإنسلاخ .

١٣ - ٤ - ٣ النمو المتغير

ويمكن تطبيق العلاقة البسيطة السابق اقتراحها على الاعضاء البسيطة المميزة ، وفى حاله مقارنة أعضاء مختلفة فغالبا ما تنمو بمعدلات مختلفة وتسمى هذه الظاهره بالنمو المتغير allometry or heterogenic growth . إذا كان العضو تحت الدراسة ينمو بمعدل سريع نسبيا عن عضو آخر معتبر كمقياس ، فيقال عن النمو حينئذ أنه موجب التغير Positive allometry ، أما النمو البطىء فيعتبر سالب التغير negative allometry . على سبيل المثال ؛ فى جنس *Hemimerus* ينمو الجزء القاعدى من سوط قرن الاستشعار بمعدل أسرع من أجزاء قرن الاستشعار الأخرى وبالتالى ففى الحشره الكاملة يمثل الجزء القاعدى النسبة العظمى من الطول عنها فى الأعمار السابقة .



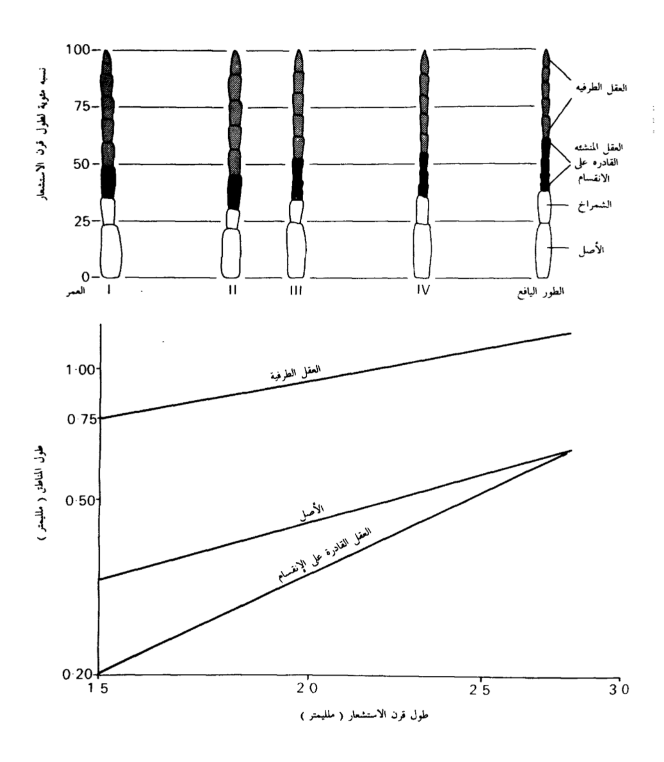
شكل (١٣ ــ ٧) : العلاقة بين طول الفخذ والوقت المنقضى فى إناث جنس *Locusta* .
(عن ريد شاردز **Ridchards** سنه ١٩٤٩) .

وعلى العكس تنمو العقل الخمسة الطرفية من قرن الاستشعار ببطء عن قرن الاستشعار ككل وبالتالى فإن أساسهاق الطول النهائى للقرن يكون بنسبة أقل (شكل ١٣ – ٨) .

علاقة الخط المستقيم بين منطقتين على منحنى لوغاريثمى كما موضح فى شكل ١٣ – ٨ يتم فقط إذا كان معدل النمو منتظماً ولكن ليس هذا هو الحال دائما . ففى العمر اليرق الأول فى جنس *Dysdercus* ينمو الصدر الأوسط تقريبا بنفس نسبة نمو الجسم ككل ، ولكن معدل نموه يسرع بعد ذلك . وتكون العقلة البطنية السابعة بطيئة النمو فى الأعمار الأولى ثم تسرع جدا فى الأعمار النهائية وذلك نتيجة نمو الأعضاء التناسلية (شكل ١٣ – ٩)

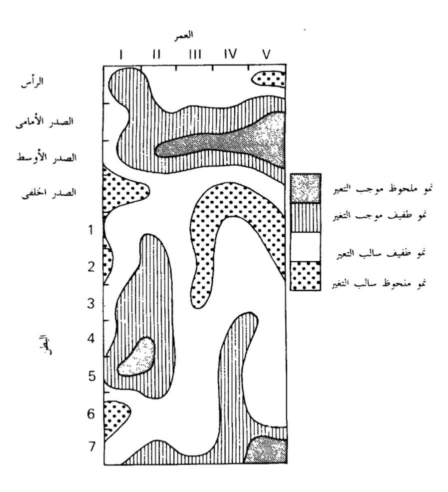
١٣ – ٤ – ٤ نمو الأنسجة

يتوقف شكل الجليد على طبقة فوق الجليد ، وقد يتم نمو طبقة فوق الجليد إما نتيجة لزيادة عدد الخلايا أو للزيادة فى حجم الخلايا . فى كثير من الحشرات قد يزداد عدد الخلايا قبل الإنسلاخ مباشرة ولكن فى اليرقات يرقات التابعه تحت رتبه **Cyclorrhapha** يعتمد الزيادة فى الحجم اثناء الطور اليرق كليا على الزيادة فى حجم خلايا طبقة



شكل (١٣ ــ ٨) : النمو المتغير فى قرن استشعار *Hemimenus* الرسم العلوى يوضح التغيرات النسبية فى المناطق المختلفة فى قرن الاستشعار فى الأعمار المختلفة . الرسم البيانى يوضح هذه التغيرات بالنسبة للتغير فى الطول الكلى لقرن الإستشعار . (عن ديفز Davies سنه ١٩٦٦) .

فوق الجليد . وكذلك تؤثر عدد الخلايا على عدد الشعيرات التى قد تنشأ على الجليد (سبيكت Spickett عام ١٩٦٣) (لورانس Lawrence عام ١٩٦٦) (ويجلسورث ,Wigglesworth سنه ١٩٥٤ ب) .



شكل (١٣ — ٩) : رسم توضيحى يوضح معدل النمو فى مناطق الجسم المختلفة فى جنس *Dysdercus* بالمقارنة بنمو الجسم الكلى وذلك فى الأعمار اليرقية المختلفة (عن : بلاكيث وآخرون .Blackith et al ١٩٦٣) .

كما فى طبقة فوق الجليد ، قد تنتج زيادة فى حجم الأعضاء الداخلية من زيادة فى عدد أو حجم الخلايا . فى البعوض من جنس *Aedes* ينمو الجهاز العصبى والجسم الدهنى نتيجة لزيادة فى عدد الخلايا فى حين أن معظم الأنسجة الآخرى فى هذه الحشرة وكذلك فى *Drosophila* فلديها عدد ثابت من الخلايا ويتم النمو بواسطة كبر حجمها . وترتبط زيادة الحجم بالانقسامات الغير مباشرة الداخلية كالتى تتم فى الغدد اللعابية ، العضلات البطينة وأنابيب ملبيجى . وفى الإمعاء الوسطى تتم العمليتان معاً فالخلايا الطلائية تزداد فى الحجم ثم تتهتك أثناء عمليات الإفراز وتستبدل كل منها بواسطة اثنين أو أكثر من الخلايا الصغيرة الناشئة من الخلايا المجدده .

وفى بعض الحشرات الآخرى يستبدل النسيج الطلائى المبطن للامعاء الوسطى كليا على فترات بواسطة الخلايا

المجددة . وقد يتم انتاج الخلايا الخمرية باستمرار كما فى البقه المائيه أو أن الخلية الصغيرة قد تستمر طيلة حياة اليرقه وتكبر بها تدريجيا فمثلا فى ***Drosophila*** قد يصل قطر الخلية الخمرية إلى ٨٠ ميكرونا فى العمر اليرق الأخير . من هذه النتائج الضئيلة يوجد انطباع عام بأن الأنسجة تنهك اثناء التطور وتنمو بواسطة زيادة حجم الخلية فى حين إن تلك الأنسجة التى تستمر إلى طور الحشرة الكاملة تنمو نتيجة لمضاعفه الخلايا . ربما تكون عملية كبر حجم الخلية أقل إقتصادا فى الوقت والطاقة عن انقسام الخلية .

لدراسة النمو بعد الجنينى للجهاز العصبى إرجع إلى (إدوارد ,Edwards سنه ١٩٦٩) ويتفاوت تطور أنابيب ملبيجى فى الحشرات . يميز (هنسون Henson سنه ١٩٤٤) . بين الأنابيب الأولية التى تنشأ كنتوءات من براعم الإمعاء الخلفية Proctodeum فى الجنين والأنابيب الثانوية التى تنشأ فيما بعد ، أى فى فترة النمو بعد الجنينى . فى صراصير جنس ***Blatta*** يوجد أربع أنابيب أولية فى حين توجد ستة منها فى حشرات آخرى .

وفى الجراد من جنس ***Schistocerca*** يوجد سته أنابيب أوليه يضاف إليها ١٢ آخرى قبل فقس الحشرة ويزداد العدد خلال كل عمر حشرى إلى أن تصل إلى طور الحشره اليافعه . وتظهر الأنابيب الثانوية كبراعم فى بداية كل عمر وبعد بدايه نشأتها تزداد فى الطول نتيجة للزيادة فى حجم الخلايا وليس نتيجة للإنقسامات الخلويه (سافاج ,Savage عام ١٩٥٦) . وبطريقة مماثلة يزداد عدد الأنابيب فى ***Carausius*** وكذلك فى ***Forficula*** ولكن فى هذه الحاله يلاحظ أن زياده طول الأنابيب ترجع لزيادة حجم الخليه بالإضافة إلى إعادة ترتيب الخلايا . فى بادىء الأمر تتركب كل أنبوبة من خمسة صفوف من الخلايا وفيما بعد يعاد ترتيب الخلايا فى صورة صفين فقط نتيجة لذلك يزداد الطول بثلاث أضعاف . فى حشرات أخرى مثل جنسى ***Pieris*** ، ***Dysdercus*** لا يحدث زيادة فى عدد أنابيب مليجى ولكن الزيادة فى الطول ترجع إلى الزيادة فى حجم الخلية وإعادة ترتيبها ، خاصة فى جنس ***Pieris*** .

١٣ - ٤ - ٥ معدل النمو

يتأثر المعدل الذى تنمو به الحشره بالعوامل البيئية وخاصة درجات الحرارة التى يكون لها تأثير ملحوظ وفى حدود درجات الحرارة التى تسمح بالنمو ، فالدرجات المرتفعة عاده تسرع من النمو . اذاً فى جنس ***Dysdercus*** تصل الحشرة حديثة الفقس إلى الطور اليافع فى خلال ٤٩ يوما تحت درجة حراره ٢٠° م و ٣٥ يوما فى ٢٥° م و٢٥ يوما فى ٣٠° م .

كذلك قد تؤثر الرطوبة على معدل النمو . فمثلا تسرع حوريات جنس ***Locusta*** من نموها فى الرطوبة النسبية بين ٦٠ - ٧٠٪ وايضا فى هذا المدى تنخفض فيه نسبة موت الحشرات (هاملتون Hamilton سنه ١٩٥٠) .

ويعتبر توافر الغذاء أيضا عاملا مهما . ففى حالة غياب الغذاء أو وجوده بكميات بسيطة قد تبقى الحشرات لفترة طويلة بدون زيادة فى الحجم . فيرقات البعوض قد تبقى حية لعدة أشهر ولو أن تطورها عاده يتم فى عده أيام قليلة . وكذلك قد تستمر حوريات كثير من البق الماص للدماء فى الحياة بدون وجبة غذائية ويستهل النمو فقط عندما تتغذى الحشرات . وقد يتأثر النمو بنوع الغذاء فقد وجد أن حشرات جنس ***Plusia*** تنمو أسرع على نبات الهندباء البرية عنها على نبات الحماض (لوك ,Lock سنه ١٩٥٣) .

وفى التربية المعملية تؤدى زيادة نسب الجلوكوز أو الأحماض الأمينية فى غذاء يرقات *Pseudosarcophaga* (ثنائية الأجنحة) إلى بطء معدل نموها وكذلك يغير هذا من تأثير درجة الحراره على النمو . تنمو اليرقات إذن بغياب الجلوكوز من الغذاء بسرعة فى درجة حرارة ٣٠° م عن درجة ٢٠° م ، ولكن بإضافة جلوكوز بنسبة ٢,٢٥٪ تكون سرعه النمو أكثر فى درجة ٢٠°م (هاوس ,House سنه ١٩٦٦) .

ويؤدى تزاحم الحشرات غالبا إلى زيادة معدل النمو وذلك بصرف النظر عن التغيرات التى قد تحدث فى عدد الأعمار للحشره . فمثلا يرقات جنس *Plusia* المتزاحمة تتطور فى ٧٥ - ٨٠٪ من الوقت الذى تستغرقه اليرقات وهى فى حاله منعزله وهذا يفسر استغراق الحشرات المتزاحمة لوقت يزيد ٢٥٪ من الوقت العادى الذى يستغرق فى التغذية .

١٣ - ٤ - ٦ التحكم فى النمو

يتميز النمو اليرقى بالانسلاخات الدورية وترتبط بعض درجات التغيرات الداخلية بدورات الانسلاخ . ويستهل الإنسلاخ بالنمو وهرمون الإنسلاخ ، وفى حاله الإنسلاخات اليرقية يعدل تأثير هذا الهرمون بواسطة هرمون الشباب Juvenile hormone الذى ينبه الجينات اليرقية وبالتالى تنشأ الصفات اليرقية فى حين أن الهرمونات يكون لها تأثير منظم إجمالى . وقد تكون بعض العوامل المحليه كيماويه غالبا وتتحكم فى مناطق معينه . فوجد فى *Rhodnuis* أن توزيع الشعيرات على جدار الجسم تتحكم فيها ماده محدده تمتص بواسطة الشعيرات الموجودة أصلا بحيث تمنع نشأة شعيرات جديده وتبعا لزياده نمو طبقه فوق الجليد تصبح الشعيرات الموجوده متباعده التوزيع . فقد تتراكم المادة المحدده مما يؤدى إلى زيادة تركيزها فى المسافات بين الشعيرات وبالتالى يستهل نمو شعيرات جديدة . فى حالة وجود اثنين أو أكثر من اشكال جليديه فى نموذج متكامل قد تتحكم نفس المادة فيها فمثلا فى جنس *Rhodnius* يعتقد بأنه إذا ما وجدت مادة التميز (differentiating Substance) فيه بتركيز مرتفع فإن ذلك يؤدى إلى تكوين شعيرات وإذا وجدت نفس المادة بتركيز منخفض فإنها تدفع نمو غدد الأدمه dermal glands التى تترتب حول كل شعيرة . فى حاله وجود اشكال جليديه غير مرتبة بنظام مثل الشعيرات والحراشيف التى توجد على بطن *Ephestia* قد يكون ذلك نتيجة لوجود نوعين من المواد المحددة بالإضافة أنه فى كل حلقة بطنية فى جنس *Rhodnius* و *Oncopeltus* يبدو أن هناك نسبه من عامل يتحكم فى توجيه الأشكال الجليدية ، كالشعيرات مثلا (لورانس ,lawrence عام ١٩٦٦) ، (لوك Locke عام ١٩٥٨) ، (ويجلسورث Wigglesworth عام ١٩٥٩ ب) .

والعوامل التى تتحكم فى نمو الأعضاء الداخلية غير محدده بالضبط ولكن بعضها يظهر فى مراحل نشاط دوريه تتوافق مع الإنسلاخ . فمثلا فى خلايا الجسم الدهنى فى *Rhodnuis* توجد زيادة ملحوظة فى تركيز RNA وعدد الأجسام السبحية قبل الإنسلاخ مباشرة وفى تلك الفترة فقط تبدو العضلات البطنية البين حلقية فى منطقة البطن كاملة التكوين .

وفى الحشرات التى يزداد فيها عدد انابيب ملبيجى يكون الانقسام الغير مباشر ونمو الأنابيب الجديده مرتبطا مع الإنسلاخ . ومن جهة أخرى ، فى *Locusta* يستمر التخليق البروتينى فى الأعضاء الداخلية المختلفة ويتحكم فى هذا التخليق هرمون مفرز من المخ (كلارك وجيلوت ,Clarke and Gillott عام ١٩٦٧ ب) .

١٣ – ٥ أنواع التطور Types of development

خلال مرحلة نمو اليرقات لا يصطحب ذلك تغيرات من حيث الشكل ، فكل عمر يرق يشبه العمر السابق له ، ولكن درجة التغير من المظهر اليرق الأخير إلى الطور الكامل يختلف بدرجات متفاوتة . وقد يكون التغير واضحاً ويطلق على هذا التغير بالتحول metamorphosis (سنودجراس Snodgrass عام ١٩٥٤) ، (ويجلسورث Wigglesworth, عام ١٩٦٥) . وقد يعبر عنه فسيولوجيا بأنه التغير الذى يصاحب الإنسلاخ فى غياب هرمون الشباب .

وقد يستعمل لفظ التحول على جميع التغيرات التى تحدث فى حياة الحشرة من وقت خروجها من البيضة إلى أن تصل إلى الحشرة الكاملة (إيمز Imms, عام ١٩٥٧) . ولكن من الأفضل ألا يستعمل هذا التفسير الواسع .

ويمكن تقسيم الحشرات إلى ثلاث مجاميع ، حشرات عديمة التحول ametabolus ، نصفية التحول (أو ناقصة التحول) hemimetabolus ، أو تامة التحول holometabolus (شكل ١٣ – ١٠) .

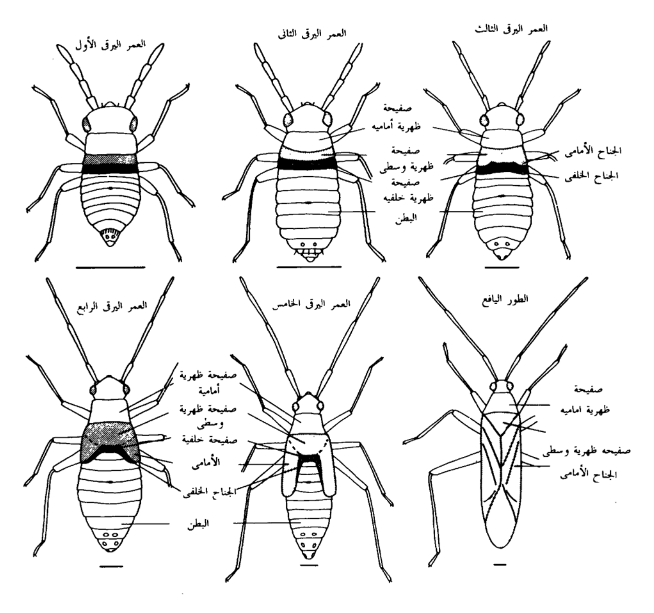
وفى الحشرات عديمة التحول أو التى لا يتم فيها تحول تنشأ الحشرة الكاملة (الكاملة) من النمو التدريجى لليرقة . ويعتبر النمو بدون تحول من سمات الحشرات عديمة الأجنحة Apterygota حيث تفقس البيضة إلى يرقة شبيهة للحشرة اليافعه أو الكاملة فيما عدا فى صغر حجمها وعدم اكتمال نمو الاعضاء التناسلية بها . بعد كل انسلاخ تكبر اليرقة فى الحجم وكذلك تنمو الأعضاء التناسلية . ويلاحظ أن هذه اليرقات وحشراتها الكاملة اليافعه تعيش فى نفس البيئة .

وفى الحشرات نصفية التحول (أو ناقصة التحول) تشبه اليرقات الحديثه الفقس الحشرات اليافعة إلى حد كبير إلا أنها تكون صغيرة الحجم ويغيب فيها الأجنحة والأعضاء التناسلية (شكل ١٣ – ١٠) وبالإضافة إلى ذلك قد تظهر بها بعض الظواهر المميزة للطور اليرق والتى لا تظهر فى الحشرة الكاملة . وبعد الإنسلاخ الأخير تختفى هذه الظواهر . وتعتبر حشرات الرتب الآتية ذات تحول نصفى (أو ناقص) : رتب مستقيمة الأجنحة ، متجانسة الأجنحة ، نصفية الأجنحة المتجانسة وغير المتجانسة . وأظهر النمو فى جنس *Dysdercus* أن هناك تغير تدريجى أثناء نمو الأعمار اليرقية وتوقف حاد عند انسلاخ اليرقة إلى حشرة كاملة . لا يطبق هذا التوقف على المظاهر المميزة للحشره الكامله مثل الأجنحه والأعضاء التناسليه ولكن على مظاهر أخرى لا تعتبر نموذجيه للحشره اليافعه ، (بلاكيش وأخرون Blockith et al, عام ١٩٦٣) .

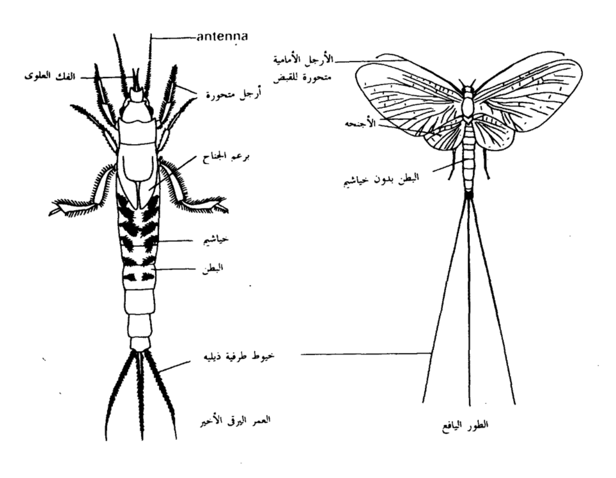
إذاً يوجد دليل كمى للتحول ومن هذه التغيرات التى تحدث فى الحشرات التابعه لجنس ***Rhodnuis*** فقد الجليد اليرق ذى الثنايا النجمية الشكل والصفائح العديدة الحاملة للشعيرات واستبدالة بجليد الحشرة اليافعة الذى يظهر به ثنايا مستعرضة وبه عدد قليل من الصفائح والشعيرات (لورانس Lawrence, عام ١٩٦٦ ب) ، (لوك Locke عام ١٩٥٩) .

فى الحشرات التابعة لرتب Plecoptera, Ephemerptera and Odonata تعيش يرقاتها فى الماء ويظهر التكيف لهذه المعيشة بوضوع فيها . إذاً هذه الأشكال تمر فى تحول واضح يتضمن فقد خياشيم تنفسية بالإضافة إلى بعض

تغيرات آخرى (شكل ١٣ - ١١) ومع ذلك فشكل الجسم يشبه إلى حد كبير الطور اليافع وتعتبر هذه الحشرات ناقصة (نصفية) التحول .



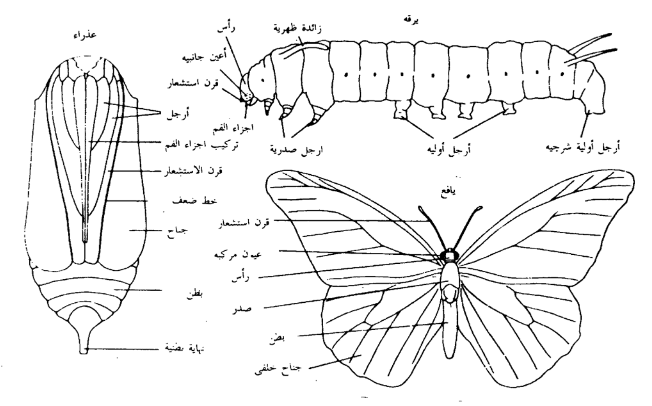
شكل (١٣ - ١٠) : مراحل النمو فى حشرة نصفيه التحول .
الطور اليرق واليافع فى *Cyllecoris* (رتبة نصفية الأجنحة غير المتجانسة) الخط الأفقى أسفل كل طور يمثل ٥٠ر - ملليمتر .



شكل (١٣ ــ ١١) : عمر يرقى متقدم والطور اليافع لحشرة *Ephemera* ، وهى حشرة ناقصة التطور تظهر بها السمات التى تلائم الحياة فى الما وهذه السمات مرسومة بخط ثقيل (عن ميكان ١٩٦١ ، كيمنس ١٩٥٠) :

وأخيراً فى الحشرات تامة التحول ، تختلف اليرقات فيها تماماً عن الحشرة اليافعة ويوجد طور عذرى يتوسط الطور اليرقى والطور اليافع (شكل ١٣ - ١٢) . والعذراء طور مميز فى الحشرات تامة التحول . ويوجد هذا النوع من التحول فى رتب شبكية الأجنحة ، و Trichoptera حرشيفة الأجنحة ، غمدية الأجنحة ، غشائية الأجنحة ، ثنائية الأجنحة ، هدبية الأجنحة والذباب الأبيض وذكور الحشرات القشرية .

الفرق شاسع بين المظهر اليرقى واليافع يتعلق باختلاف البيئة التى تعيش فيها الأطوار المختلفة. ويلاحظ أنه لا يوجد اختلافا أساسيا فى كيفية التغير فى الحشرات ذات التحول النصفى أو التام حيث يشترك الإثنان فى غياب هرمون الشباب عند الإنسلاخ .

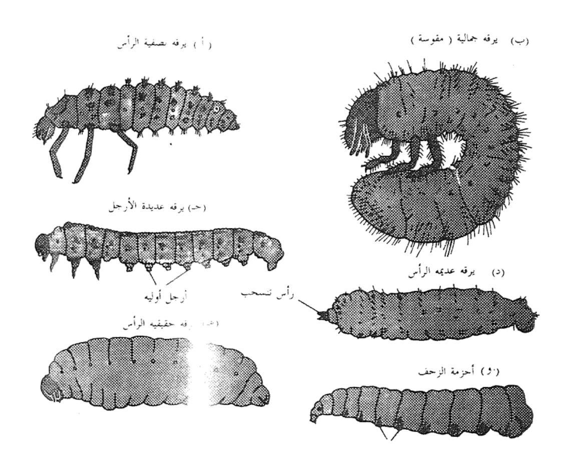


شكل (١٣ - ١٢) : مراحل نمو فى حشرة ذات تحول تام .
يرقة (منظر جانبى) عذراء (منظر بطنى) - الطور اليافع (منظر ظهرى)

١٣ - ٦ أنواع اليرقات Types of larvae

من الملائم لأسباب وصفية تقسيم يرقات الحشرات إلى عدد من المجاميع تبعاً لأشكالها العامة . فيرقات الحشرات نصفيه التحول تشبه الحشرة اليافعة أو الكاملة إلى حد كبير ولذلك قد تسمى بالحوريات **Nymphs** للتميز بينها وبين يرقات الحشرات ذات التحول التام التى تختلف فى الشكل تماماً من الحشرة اليافعة والفرق الظاهر بين يرقات الحشرات نصفية التحول وتامة التحول هو كيفية نشوء الأجنحة . ففى الحالة الأولى تنشأ الأجنحة كبراعم خارجية تكبر تدريجياً مع كل إنسلاخ وأخيراً يكتمل نموها فى الطور الحشرى اليافع (شكل ١٣ - ١٠) . فى الحالة الثانية تنشأ الأجنحة كإنغمادات أسفل الجليد اليرق وبالتالى لا تظهر من السطح الخارجى وعند انسلاخ اليرقة إلى طور العذراء تنقلب الإنغمادات وتظهر للخارج (شكل ١٣ - ١٢) . وسوف نتجنب فى سياق الشرح الحالى تحديد الطور الغير كامل إلى نوعين أى حوريات أو يرقات على التوالى لأن ذلك قد يشير إلى وجود اختلافات أساسية بينهما وهذا غير صحيح .

وتتخذ يرقات الحشرات تامة التحول أشكالاً عديدة وأبسط هذه الأشكال هى اليرقات قليلة الأرجل (شن Chen, عام ١٩٤٦) . حيث يوجد بها ٣ أزواج من الأرجل ، وكبسولة الرأس بها كاملة النمو وأجزاء الفم بها تشبه مثيلتها فى الحشرة اليافعة ولكن تغيب فيها الأعين المركبة . وتتخذ اليرقات قليلة الأرجل شكلين : يرقات منبسطة Campodeiform حيث يكون بها الجليد متصلباً وجسمها مسطح من الجهة الظهر – بطنية وعادة تكون من الحشرات المفترسة وتظهر بأرجل طويلة ورأس بارزة ذات أجزاء فم أمامية . (شكل ١٣ – ١٣ أ) . الشكل الثانى هو اليرقات الجعالية أو المقوسة Scarabaeiform وتظهر بجسم ممتلىء ومنطقتى الصدر والبطن ضعيفة التصلب ، وبها أرجل قصيرة وتكون قليلة الحركة ، وعادة تنخر فى الخشب أو التربة . (شكل ١٣ – ١٣ ب) . وتوجد اليرقات المنبسطة فى الحشرات التابعة لرتب شبكية الأجنحة و Trichoptera, Strepsiptera وبعض غمدية الأجنحة أما اليرقات المقوسة (جعال) فتوجد فى بعض حشرات غمدية الأجنحة خاصة حشرات الجعال التابعة لفصيلة Scabaeoidea .



شكل (١٣ – ١٣) : أشكال اليرقات (عن بترسون ١٩٦٠ ، ت ١٩٦٤)

ونوع ثانى أساسى هى اليرقات عديدة الأرجل أو الإسطوانية Polypod larva وتكون درجة تصلب جدار الجسم بها ضعيفة عادة وحركتها محددة حيث أنها تعيش فى مكان انتشار وتوافر غذائها (شكل ١٧ - ٧ جـ) .

اليرقات عديدة الأرجل توجد فى الحشرات التابعة لرتب حرشفية الأجنحة و Mecoptera وفصيله Tenthredinidae أما النوع الثالث فهى اليرقات عديمة الأرجل Apodous حيث لا يوجد بها أرجل والجليد بها ضعيف التصلب ويوجد فى هذا النوع عدة أشكال تقسم تبعاً لدرجة تصلب كبسولة الرأس .

(ا) حقيقة الرأس eucephalous حيث تكون كبسولة الرأس شديدة التصلب (شكل ١٣ - ١٣ د) كما فى Nematocera, Buprestidae Cerambycidae and Aculeata .

(ب) نصفية الرأس hemicephalous : وتكون كبسولة الرأس مضمحلة ويمكن سحبها بداخل الرأس كما فى Tipulidae and Brachycera .

(جـ) عديمة الرأس acephalous : وتغيب فيها كبسولة الرأس (شكل ١٣ - ١٣) كما فى تحكت رتبة Cyclorrhapha .

وفى الحشرات المتطفلة التابعة لرتبة غشائية الأجنحة يفقس البيض عن يرقات تعرف باليرقات ذات الأرجل الأولية Protopod . وهذه تأخذ عدة أشكال وقد لا تشبه الحشرات العاديه (شكل ١٣ - ١٥) (كلاوسون Clausen, عام ١٩٤٠) . وتفقس هذه اليرقات من بيض به نسبة قليلة من المح ويعتبر بعض الباحثين أن هذه اليرقات عبارة عن جنين مبكر النشوء (الفقس) (شن Chen, عام ١٩٤٦) . فى حين يعتقد البعض الآخر أن هذه اليرقات عبارة عن أشكال متخصصة مكيفة للمعيشة فى البيئة الشاذة التى توجد بها (سنودجراس Snodgrass عام ١٩٥٤) .

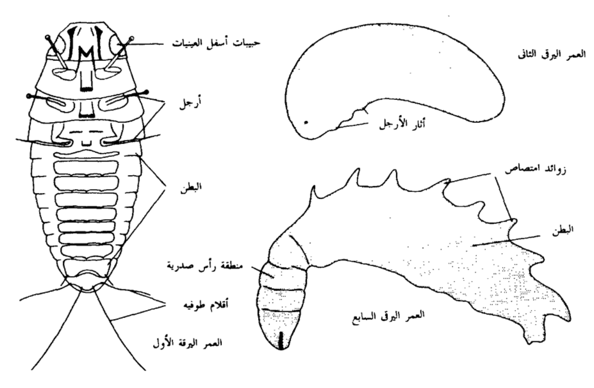
١٣ - ٧ التحول غير المتجانس Heteromorphosis

يستمر التطور أو النمو فى معظم الحشرات فى سلسلة من الأعمار اليرقية متماثلة فى الشكل إلى أن تدخل فى مرحلة التحول . وتختلف أحياناً الأعمار اليرقيه المتتالية تماماً فى الشكل . ويطلق على التطور الذى يشتمل على أشكال مختلفة بالتحول غير المتجانس Heteromorphosis . يراعى إن هذا النوع من التحول قد يسمى أيضاً بفرط التحول Hypermetamorphosis .

ويوجد التحول الغير متجانس فى الحشرات المفترسة والمتطفلة التى تغير من عاداتها خلال فترة النمو اليرق . ويمكن تميز مجموعتين من هذا التحول . ففى حشرات المجموعة الأولى تضع بيضها فى العراء وبعد الفقس تخرج اليرقات فى العمر الأول وتبحث عن عائلها ، أما حشرات المجموعة الثانية فتقوم بوضع البيض داخل أو على جسم العائل مباشرة .

المجموعة الأولى : يرقات العمر الأول فيها نشطة قادرة على الحركة فمثلاً فى الحشرات التابعة لرتبة Strepsiptera تكون اليرقات من النوع المنبسط وتعرف بالمثلثيات Triungulin (شكل ١٣ - ١٤ ا) تتعلق

هذه اليرقات بجسم العائل عند إقترابه من أحد الزهور التى توجد بها وسريعاً تتحول اليرقات إلى طفيل داخلى وتفقد أرجلها تماماً ويبدأ ظهور العديد من النتؤات الظهرية عليها التى تزيد من السطح المعرض للإمتصاص . فيما بعد فى العمر اليرق السادس أو ا' ابع يظهر بهذه اليرقات المتطفلة منطقة رأس صدرية **Cephalothorax** (شكل ١٣ - ١٤ ب، جـ) .



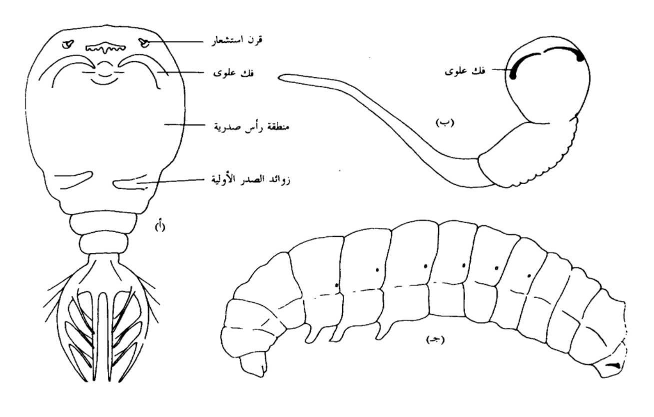
شكل (١٣ ــ ١٤) : التحول غير المتجانس . أعمار يرقية لحشرة *Corioxenos* (استربستز (أ) منظر للظهر للعمر اليرق الأولى الحر المعيشة ، (ب) (جـ) أشكال جانبية ليرقات متطفلة متقدمة فى العمر (عن كتلوش ١٩٤٠) .

وبنفس الوسيلة تتحول يرقات العمر الأول النشطة إلى يرقات غير نشطة فى الأعمار المتطفلة التاليه فى كل من الحشرات التابعة للفصائل للآتى :

Mantispidae (Neuroptera), Meloidae, Staphylinidae (Coleoptera), Acroceridae, Bombyliidae and Nemestrinidae (Diptera), Perilampidae and Eucharidae (Hymenoptera) and Epipyropidae (Lepidoptera).

المجموعة الثانية : وتتميز بنوع من التحول غير المتجانس وتوجد فى بعض الحشرات المتطفلة داخلياً من رتبة ثنائية الأجنحة ورتبة غشائية الأجنحة . فمثلاً اليرقات فى العمر الأول لحشرة ***Cryptochaetum*** (رتبة ثنائية

الأجنحة) يظهر بها زوج من الزوائد الطرفية الإصبعية الشكل التى تتحول فى يرقات الأعمار التالية إلى زوائد تنفسية شديدة الطول وتسبب تغيراً شديداً فى شكل اليرقة ويظهر التحول الغير متجانس بوضوح جدا فى حشرات غشائية الأجنحة التى يفقس فيها البيض عن يرقات عديمة الأرجل . فمثلاً ***Helorimorpha*** يظهر العمر اليرقى الأول فيها برأس كبيرة وجسم غير معقل وذيل مستدق الطرف (شكل ١٣ - ١٥ ب) . أما العمر اليرقى الثالث فيكون على نحو نموذجى لمعظم يرقات غشائية الأجنحة (شكل ١٣ - ١٥جـ) . فى الحشرات التابعة لفصيله Platygasteridae يظهر يرقات العمر الأول بها منطقة رأس صدرية حاملة لبعض زوائد أثرية وجسم معقل وعدة زوائد ذيلية (شكل ١٣ - ١٥ أ) .



شكل (١٣ ــ ١٥) : يرقات لطفيل من رتبة غشائية الأجنحة *Platygaster*

(أ) عمر يرقى أول الحشرة *Helorimorpha instricator*

(ب) عمر يرقى أول الحشرة *Helorimorpha*

(جـ) يرقة ناضجة لحشرة *Helorimorpha* (عن سنودجراس ١٩٥٤)

الفصل الرابع عشر
التحول
METAMORPHOSIS

تختلف مدى درجة التغير التى تتم عندها تحول اليرقة إلى حشرة كاملة حسب درجة الإختلاف بين تركيب اليرقة والحشرة اليافعه . ففى حالة تشابه اليرقة والحشرة اليافعة يكون التحول بسيطاً وفى حالة وجود اختلافات واضحة بين الطورين فيوجد طور عذرى **pupa** كمرحلة سابقة لطور الحشرة اليافعة .

يمكن تمثيل العمر اليرقى الأخير فى الحشرات نصفية التحول بطور العذراء أما فى الحشرات تامه التطور فالعذراء تعتبر طوراً اساسيا لتحول اليرقات إلى الأشكال اليافعة وبذلك تسمح لليرقات بغزو بيئة جديدة . يحدث خلال مرحلة العذراء إعادة بناء للأنسجة متضمنة أساساً انقلاب ونشوء الأجنحة وتنمية عضلات الطيران . نظراً لأن العذراء طور ساكن فإنها لا تكون محصنه ولذلك تتعذر معظم الحشرات فى خلايا محجبة أو بداخل شرنقة وتلجأ إلى عدة وسائل للتحرر منها عند خروج الحشرة اليافعة . ويوجد عادة توافق زمنى لخروج الحشرات اليافعة الذى غالباً ما يتم أثناء الليل .

١٤ – ١ العذراء The pupa

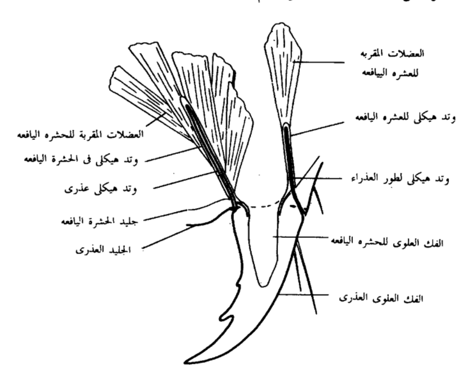
١٤ – ١ – ١ شكل العذراء

يظهر بالعذارى فى الحشرات تامة التطور جميع صفات الحشرة اليافعة وبالتالى فالعذراء تعتبر أقرب شبهاً بالطور اليافع عن طور اليرقة . وعند انسلاخ اليرقة إلى عذراء يتم إنقلاب الأجنحة وزوائد أخرى التى كانت تنمو داخلياً فى اليرقة للخارج وبالتالى تصبح ظاهرة خارجياً بالرغم من عدم فرد هذه الأعضاء فى الشكل النهائى . وفى بعض العذارى تكون الزوائد حرة على الجسم وتسمى فى هذه الحالة بالعذارى الحرة **exarate** ولكن فى حالات أخرى تلتصق الزوائد على الجسم بواسطة إفرازات يتم إفرازها عند انسلاخ اليرقة إلى عذراء ، وتسمى حينئذ بالعذارى المكبلة **Obtect** . يلاحظ أن جدار الجسم يكون أكثر تصلباً فى العذارى المكبلة عنه فى العذارى الحرة .

بالإضافة إلى ذلك تمييز العذارى بوجود أو غياب الفكوك المفصلية ففى حالة وجود الفكوك المفصلية تعرف العذارى بذوات أجزاء الفم المتحرك **decticous condition** ويوجد بها وتدا هيكلياً **Apodeme** وينطبق بداخل الوتد الهيكلى فكوك الطور اليافع (شكل ١٤ – ١) . وبالتالى يمكن تحريك الفكوك بواسطة العضلات الفكية

للطور اليافع التمهيدى Pharate adult . أما الحالة العكسية فهى العذارى ذوات أجزاء الفم غير متحرك وتسمى غير متحركة الفكوك adecticous .

وتكون العذارى ذوات أجزاء الفم المتحرك دائماً من النوع الحر . وتوجد فى حشرات الرتب التابعة Tricoptera, Neuroptera, Megaloptera وكذلك فى بعض حشرات حرشفية الأجنحة . وأيضا قد تكون بعض العذارى من ذوات أجزاء الفم غير المتحرك من النوع الحر كما فى الحشرات التابعة Cyclorrhapha, Siphanoptera, ومعظم حشرات غمدية الأجنحة وغشائية الأجنحة . وفى حالات أخرى قد تكون العذارى من النوع المكبل كما فى معظم حشرات حرشفية الأجنحة ، شبكية الأجنحة ، Nematocera, Brachycera, Staphylinidae وبعض Chrysomelidae ومعظم Chalcidoidae .



شكل (١٤ - ١) : رسم توضيحى لقطاع خلال الفك العلوى لعذراء متحركة الفكوك يوضح الصفائح الداخلية العذرية داخله والصفائح الداخلية للحشرة اليافعة (عن هنتون ١٩٤٦) .

طور ما قبل العذراء Prepupa : قد تسكن الحشرات وهى فى العمر اليرقى الأخير لمدة يومين أو ثلاثة أيام قبل تعذرها وفى كثير من الحالات تكون الحشرة أثناء تلك الفترة فى طور العذراء التمهيديه Pharate pupa الذى قد يسمى بطور ما قبل العذراء Prepupa ولكن يراعى أنه لا يمثل طوراً مميزاً مورفولوجياً . ومع ذلك ففى الحشرات التابعة لرتبة هدبية الأجنحة Thysanoptera وفى ذكور Coccidae توجد مرحلة مميزة تسمى بطور ما قبل العذراء حيث يمثله مظهر ساكن يلى الطور اليرقى ويعقبه مظهر ثان ساكن أى طور العذراء .

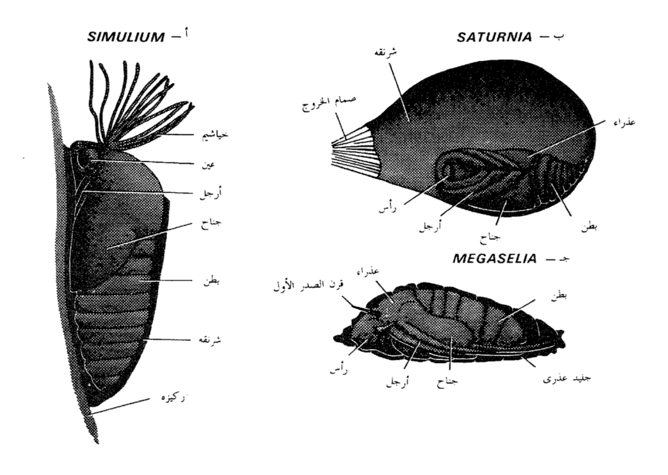
١٤ - ١ - ٢ حماية العذراء

معظم عذارى الحشرات تكون فى حالة ساكنة وبالتالى تمثل مرحلة غير محصنة وعرضه للخطر ولذلك تتعذر معظم الحشرات بداخل خلايا أو شرنقة توفر بواسطتها لنفسها وسيلة للوقاية . فكثير من الحشرات التابعة لرتبة حرشفية الأجنحة تبنى لنفسها خلية أسفل سطح التربة وتتعذر بداخلها وذلك بواسطة لصق جزيئات التربة بواسطة سائل تقوم بافرازه . فمثلاً عند تعذر حشرات جنس *Cerura* (رتبة حرشفية الأجنحة) تقوم ببناء غرفة من أجزاء خشبية مكونة لنفسها طبقة تتعذر بداخلها . وتتعذر بعض يرقات غمدية الأجنحة بداخل تجاويف الخشب الذى تنخر فيه . وتفرز يرقات أخرى خيوطاً تضم بواسطتها أغلفة من مواد معينه ، (كأوراق نبات مثلا) مكونة لنفسها غرفة بداخلها . فى حين أنه فى أجناس أخرى تبنى اليرقات شرنقة كاملة من افرازات حريرية ، وتنتج الشرانق الحريرية الحشرات التابعة لفصيلة Bombycoidae (رتبة حرشفية الأجنحة) Siphonoptera, Trichoptera, Hymenoptera . أما يرقات Cyclorrhopha من رتبة ثنائية الأجنحة فإنها تنتج تركيباً مميزاً من جليد العمر اليرق الأخير لحماية العذارى بداخله فيتم ترسيب جليد أولى Procuticle خلال فترة العمر اليرقى الأخير وفى نهاية هذا العمر تلف اليرقة نفسها بداخله ويتصلب الجزء الخارجى للجليد ليكون تركيبا بيضاوياً صلباً . تنسلخ اليرقة بداخله إلى عذراء مع إحتفاظها بالجليد الخارجى الحديث التصلب ، مكونة تركيباً واقياً يعرف بالجليد العذرى Puparium . (شكل ١٤ - ٢ جـ) . وبالسطح الداخلى للجليد المتصلب قد يلتصق غشاء رقيق يمثل الجزء الغير متصلب من الجليد اليرق أو من جهة أخرى يعتقد بأن اليرقة تنسلخ انسلاخاً إضافياً بداخل الجليد العذرى لتتحول بعده إلى عذراء ويمثل هذا الغشاء الرقيق الجليد المنزوع لهذا الإنسلاخ (وايتن Whitten, عام ١٩٥٧) .

وللقليل من الحشرات نوع من العذارى الغير محصنه وهذه واضحة فى الحشرات التابعة لفصيلتى Nymphalidae, Pieridae حيث تتعلق العذارى من وسائد حريرية . هذه العذارى المكشوفة تكون مماثلة للون البيئة التى توجد بها فى حين أن أغلب العذارى الأخرى المحصنة تتخذ اللون البنى عادة أو لوناً فاتحاً .

١٤ - ١ - ٣ عذارى الحشرات المائية

يختلف أسلوب تعذر الحشرات المائية نسبيا عن الحشرات التى تعيش فى البيئة اليابسه ، فبعض يرقات الحشرات المائية مثل *Hydrophilus* أو التابعه لفصيلتى Syrphidae و Arctiidae تخرج من الماء وتتعذر على الأرض اليابسه ، فى حين أنه فى حالات آخرى كما فى الحشرات المائية من رتبة ثنائية الأجنحة تتعذر الحشرات فى الماء وأثناء ذلك قد تثبت نفسها بالقاع . أو كما فى عذارى الحشرات التابعه لفصيلة Blepharoceridae فتزود بوسائد على منطقة البطن بواسطتها تثبت نفسها بالحجاره المغمورة بالماء . أما حشرات فصيلة Simuliidae فتبنى شرانق مفتوحة تشتبك بها على الحجارة أو الصخور (شكل ١٤ - ٢ ا) وتبرز العذراء من الطرف المفتوح للشرنقه ، ويلاحظ أن هذه الشرانق تكون أقوى بنياناً فى حال وجودها فى المياه ذات التيارات السريعة عنها فى المياه ضعيفة التيارات . تتعذر اليرقات التابعة لفصيلة Chironomidae إما بداخل أنابيب يرقية أو مطمورة فى الطين ، فى حين عذارى جنس *Acentropus* (رتبة حرشفية الأجنحة) تكون شرنقه حريرية ثنائية الغرف بينهما غشاء حاجز ،

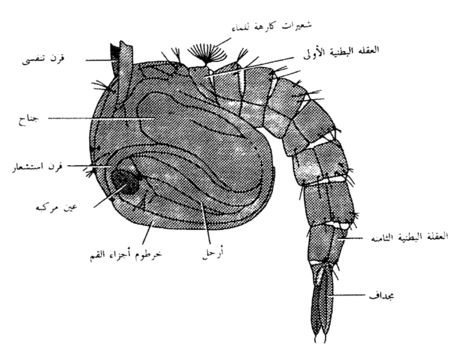


شكل (١٤ – ٢) : شرانق الحشرات مختلفة قطعت لتوضيح العذارى بداخلها .

وتوجد العذارء بالغرفه السفلى الممتلئه بالهواء .. فى جميع الامثلة السابقه الذكر يتم تنفس العذارى من الأكسجين المذاب بالماء .

قد يتم تنفس العذارى المائيه من الهواء الجوى فى حالات آخرى إما بطريق مباشر أو غير مباشر . فمعظم العذارى التابعه لفصيلة Culicidae و Ceratopogonidae تكون حرة ونشطة وتمتاز هذه العذارى بقدرتها على الطفو وفى حالة عدم الإزعاج تصعد إلى سطح الماء وتتنفس الهواء الجوى بواسطة قرون تنفسيه Qespiratory horns محملة على العقلة الصدريه الأولى (شكل ١٤ – ٣) .

يزداد نشاط العذارى فى حالة الإزعاج وتغوص فى الماء وذلك بمساعدة من الزوائد الشرجية . وقد تلجأ عذارى بعض حشرات فصيلتى Culicidae, Ephydridae إلى غرز قرونها التنفسية بداخل أنسجة النباتات المائية وتتحصل على الأكسجين من الفراغات الهوائية aeremchyma .



شكل (١٤ — ٣) : عذراء البعوض (عن : مارشال Marshall عام ١٩٣٨) .

١٤ - ١ - ٤ أهمية العذارى

يدل طور العذارء على الفرق الشاسع بين الطور اليرقى والطور اليافع فى الحشرات تامة التحول وهى تعتبر المرحلة التى تتم خلالها عمليات إعادة البناء والتشكيل الداخلى وأهم هذه العمليات هى إمكانية نشوء وتكوين الأجنحة . يكون لنمو الداخلى للأجنحة بداخل اليرقة محصور بضيق المكان وتظهر المشكلة عادة عند إقتراب تكوين شكل الحشرة اليافعة وبزيادة حجم عضلات الطيران . إذاً لا يمكن اتمام نمو الأجنحة الا بعد إنقلابها للخارج ولهذا السبب كان من الضرورى وجود إنسلاخين لتحول اليرقة إلى حشرة اليافعة . ويحدث فى الإنسلاخ الأول ، أى انسلاخ اليرقة إلى عذارء انقلاب الأجنحة للخارج مع حدوث نمو بسيط بها ، وفى الإنسلاخ الثانى أى انسلاخ العذارء إلى حشرة يافعة يستكمل النمو ويتم وضع جليد الحشره اليافعه (هنتون Hinton عام ١٩٦٣ ب) .

كذلك يعتبر وجود انسلاخين اساسى للتعديل الشديد الذى يتم بالجهاز العضلى . وعموما فجميع العضلات الصدرية بالحشره اليافعة تختلف تماما عن تلك التى توجد باليرقة والتى لا يتم ربطها بجليد العذارء . هناك إقتراح بأن نمو العضلات وإتخاذها الشكل والطول المناسب لا يتم إلا فى حالة وجود القالب الملائم لذلك . وتبعا لذلك فإن طور العذارء يوفر هذا القالب لعضلات الحشرة اليافعه أو الكاملة . يعتقد (هنتون Hinton عام ١٩٤٨ ب) ، و(سنودجراس Snodgrass عام ١٩٥٤) وايضا باحثون آخرون ، بأنه لا يمكن ربط وصل العضلات بالجليد إلا فى حالة وجود خلايا البشره فى حالة نشطة وقادرة على إنتاج أوتار ليفية tomobibillae وذلك يتوفر عند الإنسلاخ . وبالتالى فإن الإنسلاخ الثانى لتحول العذارء إلى حشره يافعة يكون أساسيا لإمكانية حدوث هذا الإتصال . ويعتبر الإقتراح سليم إذا كانت الأوتار الليفية مكونة من الجليد السطحى epicuticle وبالتالى يتم إنتاج

هذه الأوتار لفترة محدودة فقط . ولكن فى حشرات أخرى يتم تكوين اوتار ليفية فى فترة أطول تمتد إلى ما بعد الإنسلاخ . وهذه لا تعتبر ناشئة من الجليد السطحى ولكنها قد تكون جليديه حيث أن خلايا البشرة قادرة على الاستمرار فى إنتاج الجليد الأولى Procuticle لفترة من الزمن .

وبذلك يبدو أن الاتصالات العضلية لا تعتمد أساسا على إنسلاخ وتبعا لذلك فإن إنسلاخ العذارء إلى حشرة يافعة ليس مرتبط أساسا بإتمام الإتصالات العضلية للحشرة اليافعة (هنتون Hinton عام ١٩٦٣ ب) .

وتأكد أهمية طور العذارء فى نشوء الأجنحة والتغيرات المتعلقة بذلك عندما اتضح أنه لغياب طور العذارء من حياة إناث الحشرات التابعه Coccidae, Strepsiptera أصبحت هذه الأناث عديمه الاجنحة وإحتفظت بشكل عام يرقى فى حين أن ذكور هذه الحشرات تمتاز بوجود زوجين من الأجنحة وذلك لأنها تدخل فى طور عذرى بعد الطور اليرقى .

فى الحشرات ناقصة التحول يتساوى طور العذارى مع العمر اليرقى الأخير . لمزيد من المعلومات الخاصة بهذا الموضوع يمرجع إلى (نوفاك Noualc عام ١٩٦٦) ، (وهنتون Tlinton عام ١٩٦٤) .

١٤ - ٢ نمو ملامح الحشرة اليافعة

Development of adult features

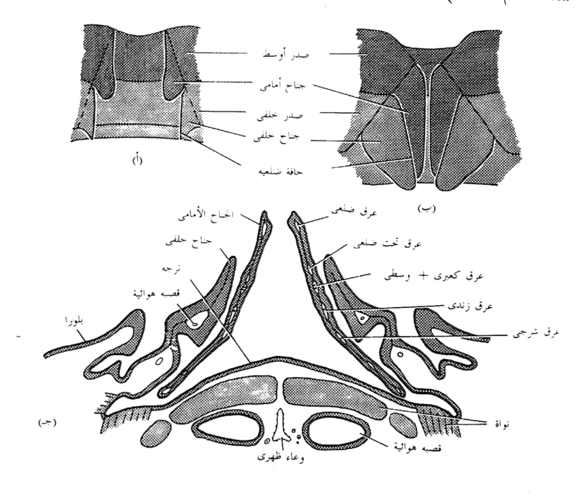
تظهر ملامح الحشره اليافعه عند الإنسلاخ الأخير ، ولكنها تمر عادة فى مراحل نمو متتالية خلال الأعمار اليرقية . وهذا يظهر بوضوح جدا فى الحشرات نصفية التحول وكذلك يظهر فى كثير من الصفات للحشرات تامة التحول .

١٤ - ٢ - ١ الحشرات نصفية التحول

تتم الانقسامات الغير مباشره فى الحشرات نصفية التحول لخلايا البشرة وانتشارها فقط وقت الإنسلاخ ، وكذلك يحدث عند كل انسلاخ نمو تدريجى فى براعم الأجنحة . بخلاف صغر الحجم ، فبراعم الأجنحة تختلف عن الأجنحة الكاملة للحشره اليافعة فى استمرار تصلبها مع الترجا والبلورا ، وكذلك لا يكون الجزء القاعدى للجناح غشائيا ولا توجد به أى صليبات اضافية أو مساعده وهذه تظهر فقط عند الإنسلاخ الأخير .

تنشأ الأجنحة عموماً بطريقة تتحول بها الحواف الجانبية لبرعم الجناح إلى حواف ضلعية للجناح الكامل ولكن فى الرعاشات تنشأ البراعم فى وضع قائم على الجسم وتتحول حافة الجناح التى توجد بجوار الخط الوسطى إلى الحافه الضلعية للجناح (شكل ١٤ - ٤) . وفى الحشرات التابعة لفصيلة Acrididae وايضا التابعة لرتبة نصفية الأجنحة غير المتجانسة تنشأ براعم الأجنحة كنموات خارجية بسيطة من الترجه ، ولكن فى الإنسلاخ قبل الآخير يلتوى الجناح بطريقة مماثلة لالتوائه فى حشرات الرعاش ويتم هذا الإلتواء نتيجة لزيادة سرعه نمو طبقة البشره السفلية عن الطبقة العلويه . وفى الإنسلاخ الأخير يعاد إلتواء الجناح بحيث تصبح الحافة الضلعية للجناح المثنى فى وضع بطنى (بلاند وناتنج Bland and Nutting, عام ١٩٦٩ .

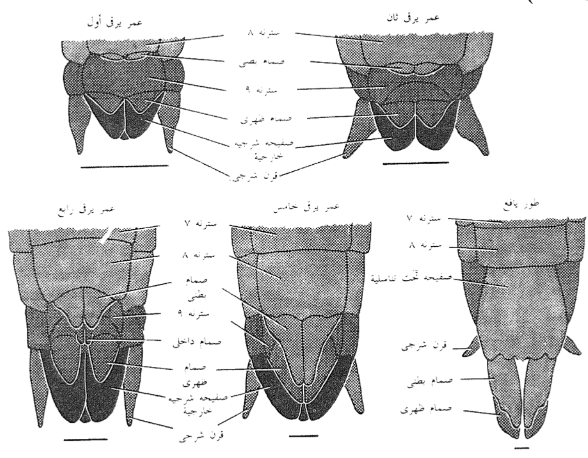
وتظهر عضلات الطيران فى حشرات جنس *Locusta* والرعاش فى اليرقات ولكن بعضها قد يكون غير مميز هستولوجيا حيث يغيب بها التخطيط العضلى ولذلك تعتبر من الناحية الوظيفية غير فعالة . وتزداد هذه العضلات فى الحجم بطرق مختلفة اثناء فترة نمو اليرقات . وفى رتبة مستقيمة الأجنحة تنمو العضلات نتيجة انقسامات الالياف العضلية أما فى Jassids وبعض حشرات رتبة نصفية الأجنحة المتجانسة تندمج مولدات الخلايا العضلية الموجودة فى صورة حرة مع أنسجة عضلية كائنة أصلا فى الجسم اما فى جنس *Bathylus* (رتبة نصفية الأجنحة المتجانسة) فيتم انقسامات الالياف العضلية بالإضافة إلى ادماج مع خلايا عضلية ، ويتم ادماج مولدات الخلايا العضلية الحرة عن طريق وجود فجوه موضعيه فى غشاء العضلة (تيجز Tiegs, عام ١٩٥٥) ، (وهنتون Hinton عام ١٩٥٩) .



شكل (١٤ ــ ٤) : (أ) ، (ب) منظر ظهرى فى منطقة الصدر (أ) فى يرقة حديثة و (ب) يرقه متقدمة فى العمر لحشرة الرعاش موضحا براعم الأجنحة . (جـ) قطاع عرضى فى الجزء الظهرى فى منطقة الصدر الخلفى ليرقة رعاش عن (كومستوك Comstock ١٩١٨) .

كذلك تستمر بعض التغيرات بالعضلات فى حشرات الطور اليافع الحديثه . وتكبر الترجيته الداخلية التى تتصل بها عضلات الطيران الطولية الظهريه فى الحجم تدريجيا مع كل انسلاخ (توماس Phragmata عام ١٩٥٤ Thomas) .

بالرغم من أن صليبات الجناح المساعده (الإضافيه) لا تنشأ فى اليرقة إلا أن العضلات التى سوف تتصل بها فى الحشره اليافعة توجد بمكان مناسب على جليد اليرقة . فمثلا فى *Locusta* فالعضلة المحركه لعملية فرد جناح الصدر الأوسط تندرج فى صليبة الجناح القاعدية الأولى ولكن العضلة المقابلة فى جناح الصدر الخلفى تندرج فى كلا من الصُليبيتين الجناحيتين القاعديتن ، ولو أن الصليبات لا تنشأ فى اليرقات إلا أن عضلة الصدر الأوسط تتصل بجليد البلورا عن طريق نقطة واحدة فقط ، فى حين أن عضله الصدر الخلفى تتصل بها بواسطة نقطتين (توماس Thomas, عام ١٩٥٤) . وتنمو الأعضاء التناسيلة الخارجية تدريجيا بتحور من العقل البطنية الطرفية (شكل ١٤ — ٥) .



شكل (١٤ — ٥) : منظر بطنى مبينا نهاية البطن فى عدة أعمار يرقية فى أنثى *Eyprepocnemis* (رتبة مستقيمة الأجنحة) موضح نمو الأعضاء التناسلية . الخط الأفقى أسفل كل شكل يمثل ٥ر — ملليمتر عن جاجو Jago ١٩٦٣ .

١٤ - ٢ - ٢ الحشرات تامه التحول

فى الحشرات تامه التحول تتفاوت درجه تميز صفات الحشره اليافعه متوقفا على درجه الصفات اليرقية التى سيتم بها التعديل .

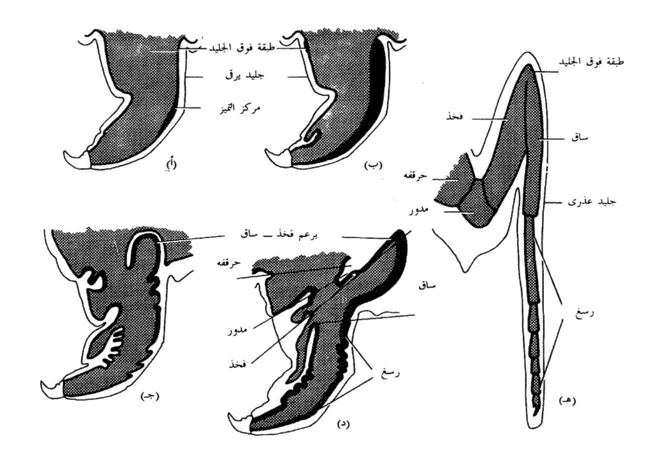
فى رتبتى حشرات شبكية الأجنحة وغمدية الأجنحة حيث تتشابه اليرقة إلى حد ما بالحشرة اليافعة فالقليل من عمليات إعادة البناء النسيجى يتم بها . أما فى رتبة ثنائية الأجنحة فتقريبا جميع الأنسجه يعاد بناؤها عقب عمليات تحليل وإلتهام الأنسجة اليرقية . وعموما من المتفق عليه أن الخلايا الدمويه الملتهمة لسيت مسئولة عن بداية عمليات تحلل الأنسجة حيث أنها تهاجم فقط الأنسجه التى تكون قد بدأت فعلا فى التحليل .

الزوائد ***Appendages*** : قد تبدأ نشأة زوائد جسم الحشره اليافعة مثل أجزاء الفم وقرون الاستشعار فى الأعمار اليرقية المبكره من آثار أو براعم موجوده أصلا فى الجنين وإذا كانت زوائد الحشرة اليافعة لا تختلف كثيراً من مثيلتها فى اليرقة فالزوائد قد تنشأ من تكاثر النسيج بداخل أو بقاعدة العضو اليرق . وهذا يتم مثلا فى ارجل حشرات جنس ***Pieris*** فعند الوصول إلى العمر اليرق الأخير تنفصل طبقة البشرة عن طبقة الجليد إلا عند نقط إتصال العضلات بحيث تصبح طبقة البشره فى احداث حره تغليظ أو إنشاءات بها . ينشأ التغليظ الأول ، الذى يزود بقصبات هوائيه ، فى منطقة التقاء المفصل الثانى والثالث بالأرجل (شكل ١٧ - ٦ - ١) تنتشر سلسلة من المضاعفات الخلوية (شكل ١٤ - ٦ ب ، جـ) ونتيجة لزيادة السطح تنثنى طبقة البشرة وبالأخص تتكون انثناءه كبيرة بالقاعدة .

وفيما بعد عند انتشار طبقة البشرة لتكون أرجل العذارء تنقسم هذه الإنثناءة بواسطة حاجز طولى لتكون الفخذ والساق . أما طبقة البشره من الجزء القريب للرجل اليرقية تكون الحرقفة والمدور ، والنسيج البعيد يكون الرسغ . يستمر التميز فى طور العذارء لتتكون أرجل الحشرة اليافعه (شكل ١٤ - ٦ - هـ) (كيم .Kim عام ١٩٥٩) .

وفى حاله وجود اختلافات كبيرة بين تركيب الأعضاء فى اليرقة والطور اليافع تنشأ أنسجة للحشرة الكاملة من مواضع سميكه فى طبقة البشرة **epidermal thickening** تسمى البراعم أو الأقراص الحيويه **imaginal buds or discs.** وفى الطور اليافع فى رتبة ثنائية الأجنحة تنشأ معظم ملامح الحشرة الكاملة بهذه الوسيلة (شكل ١٤ - ٧) وبما أن أعضاء الحشرة الكاملة يقتصر على مجموعة صغيرة من الخلايا فإن باق طبقة البشرة تكون حرة للقيام بتغير فى الأنسجة اليرقية (أندرسون ,D. T. Anderson عام ١٩٦٤) . يمكن إعتبار الأقراص الحيوية للطور اليافع جزء من أنسجة جنينية تظل غير مميزة إلى حين إبتداء ظهور ملامح الطور اليافع . وهذه الأقراص لا تنتج الجليد اليرق وخلاياها قد تستمر فى الأنقسام فى جميع الأوقات حيث تكون مستقلة أو تستجيب بطريق خاص للجهاز الهرمونى الذى ينظم نمو اجزاء طبقة البشرة المختلفة (شيندرمان وجلبرت **Schneiderman and Gilbert** عام ١٩٦٤) . فى الغالب تنغمد الأقراص ، الحيوية للطور اليافع أسفل طبقة البشرة فى اليرقة وبهذه الوسيلة يتكون تجويف بطلق عليه تجويف حول قدمى **Peripodial cavity** (شكل ١٤ - ٨ أ، ب) . وتعرف طبقة البشرة التى تبطن هذا التجويف بالغشاء حول القدمى **Peripodial membrane** وبنمو أقراص الطور اليافع تنشأ الزوائد

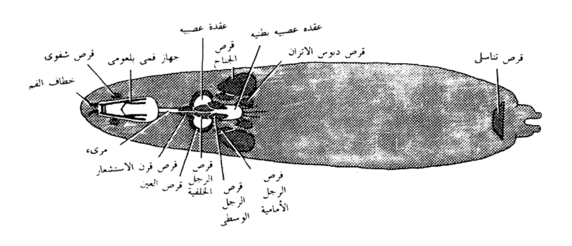
كابنعاج من هذا التجويف (شكل ١٤ - ٧ جـ) وبنمو الزوائد تطوى بداخل التجويف وأخيراً عند التعذر تنقلب البراعم للخارج . ويكون غشاء التجويف حول القدمى جزء من طبقة البشرة العامه لجدار جسم الحشره (شكل ١٤ - ٨ د ، هـ) .



شكل (١٤ ـــ ٦) : مراحل نمو رجل الطور اليافع في جنس *Pieris* (أ) قطاع فى رجل يرقية بالعمر الأخير بعد ٣ ساعات من الإنسلاخ (ب) يوم واحد بعد الإسلاخ ، (جـ) ٣ أيام من الإنسلاخ (د) قبل التعذر مباشرة (هـ) قطاع فى رجل العذراء .. فى الشكل (د) توضح مناطق الرجل المتوقعه (عن كيم Kim سنه ١٩٥٩) .

وتختلف تفاصيل نمو أقراص الطور اليافع من حشرة لأخرى وكذلك من عضو لآخر . ففى حالة وجود نفس الزوائد فى اليرقة والحشرة الكاملة يكون قرص الطور اليافع شديد الإرتباط بالتركيب اليرقى . لذلك فى جنس *Pieris* تبدو قرن استشعار الحشرة الكاملة أولا فى العمر اليرقى الأول على هيئة تغليظ لطبقة من البشرة مكونة قاعدة لقرن استشعار اليرقة ، وبانقسام الخلايا فى الأعمار اليرقية المتتاليه يتكون الانغماد الذى يدفع لأعلى بعمق بداخل رأس اليرقة . وفى العمر اليرقى الخامس يكون معدل نمو انسجة قرن استشعار الحشرة الكاملة أسرع من نمو الغشاء الحول قدمى ويؤدى ذلك إلى حدوث ثنايا بهذا الغشاء .

وقرب انتهاء العمر الآخير يبدأ تحلل قرن استشعار اليرقة ويهاجم بواسطة خلايا الطور اليافع . ينبعج التجويف حول القدمى ، الذى يفتح أمام الرأس بواسطه شق بطبقة البشرة يحمل معه قرن الاستشعار إلى الخارج ويكون الغشاء حول القدمى الذى يكون جزء من جدار الرأس . وتنشأ الفكوك العلوية بأسلوب مماثل أما الشفة السفلى فلا يبدأ النمو بها إلا فى العمر اليرقى الخامس (إيسا ,Eassa عام ١٩٥٣) .



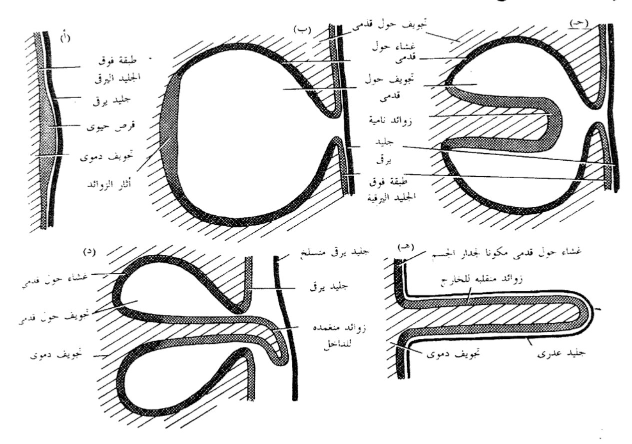
شكل (١٤ ــ ٧) الأقراص الحيوية فى يرقه *Drosophila* ناضجه (منظو بطنى) .
(عن : بودنستين Bodenstein عام ١٩٥٠)

وتنشأ الأجنحة أيضا من اقراص حيويه للطور اليافع ، وفى بعض حشرات غمدية الأجنحة ينشأ الجناح كإنبعاج للخارج لطبقة البشرة أسفل الجليد اليرقى ، ولكن فى كثير من الحالات تنشأ فى التجويف الحول القدمى . فى جنس *Pieris* تبدو اقراص الطور اليافع ظاهرة فى الجنين وتنغمد فى العمر اليرقى الثانى أو الثالث (شكل ١٤ – ٩) . وفى العمر الرابع يبدأ نمو الجناح كانبعاج بداخل التجويف الحول قدمى وأخيرا ينقلب للخارج فى إنسلاخ اليرقة إلى عذراء . من جهة أخرى نجد أنه فى ذباب *Drosophila* يتم انغماد التجويف حول القدمى قبل فقس اليرقة ولكن تغلظات الجناح لا تتكون إلا فى العمر الثانى ، وتنمو بسرعة فى العمر اليرقى الثالث وتنقلب للخارج عند الإنسلاخ إلى طور عذارء .

ويعتبر النمو الداخلى للجناح اكثر تعقيَداً ، حيث أنه يشمل زيادة مساحته إلى درجة كبيرة وتكوين العروق به ولتوضيح ذلك نوضح كيفية نمو الجناح فى ذباب *Drosophila*

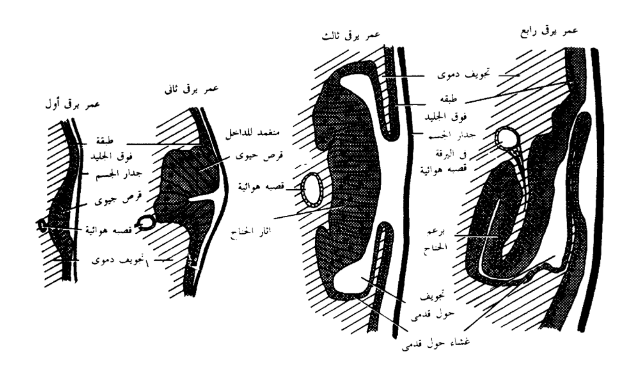
عندما يتكون الجليد العذرى يبرز الجناح للخلف على هيئة أسطوانة جوفاء من الخلايا ثم يتقابل السطحان العلوى والسفلى للجناح فيما عدا على امتداد خطوط معينه حيث تستمر هذه الامتدادات كمحافظ أو تجاويف (شكل ١٤ – ١٠ ا ، ب) وعند إلتقاء السطح العلوى بالسطح السفلى للجناح قد يلتحم الغشاءان القاعديان لهما ويتكون غشاء واحد مركزى سيختفى فيما بعد . وتوجد أربع محافظ بطول امتداد براعم الأجنحة وينقسم الجزء البعيد للمحفظه الثانية إلى قسمين . ويتصل بالمحفظة الثانية عصب وقصبة هوائية وخلال تلك المرحلة التى تقابل تقريبا ست ساعات من بعد تكون الجليد العذرى يبدأ وضع جليد العذارء . بعد ذلك يتم فصل السطح

العلوى عن السطح السفلى للجناح بواسطة زيادة ضغط الدم (شكل ١٤ - ١٠ جـ ، د) . فى بداية الأمر تتمدد الخلايا عبر الفجوة المتكونة على هيئة خيوط ضيقه واصلة بين السطحين وأخيراً تتمزق هذه الاتصالات إلا عند الحواف . ويتكون انتفاخ أقل فى المدى فى حشرات ***Tenebrio*** (رتبة غمدية الأجنحة) و ***Habrobracon*** (رتبة غشائية الأجنحة) وربما يساعد الإنتفاخ على تمدد جليد العذراء المتكون حديثا إلى أقصى درجة حتى يستطيع الإستمرار فى نمو جناح الحشرة الكاملة .



شكل (١٤ ــ ٨):رسم مبينا كيفية نمو زوائد الجسم داخل تجويف أسفل الجليد اليرق ذات تحول تام .
(أ، ب، جـ) ــ فى يرقه نامية . (د) أثناء انسلاخ اليرقه (هـ) عذراء والزوائد بها منقلبه للخارج .

وبعد الانتفاخ يعاد تقلص الجناح . وتنضم طبقات البشره لكلا الجانبين حول الحواف (شكل ١٤ - ١٠ هـ) ثم يمتد التقلص تجاه الداخل مؤديا إلى تكوين غشاء مزدوج مسطح (شكل ١٤ - ١٠ و) خلال هذه المرحلة يستكمل تكوين عروق الجناح بطول الخطوط التى تظل فيها طبقتا البشرة متباعدتين (شكل ١٤ - ١٠ ف) . وفى بداية الأمر تظهر العروق واسعة ولكنها تستدق باستمرار تمدد الغشاء . وينشط الانقسام الخلوى خاصة أعلى العروق بحيث تظهر خلايا عماديه مزدحمة بتلك المناطق . أما فى المناطق الأخرى فتظهر الخلايا المفلطحة وأخيراً يفرز الجناح الكامل التكوين جليد الحشرة الكاملة (شكل ١٤ - ١٠ ل) (وادينجتون **Waddington,** عام ١٩٤١) .

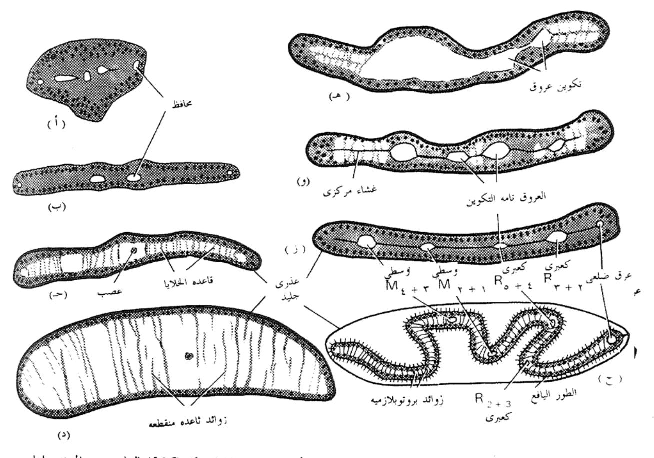


شكل (١٤ ــ ٩) : قطاع فى برعم جناح نامى بالأعمار اليرقية الأربعة الأولى فى جنس Pieis .
(عن : كومستوك Comstock عام ١٩١٨)

طبقة البشرة *Epidermis* : فى طور العذراء عندما تنقلب للخارج زوائد جسم الطور اليافع من تجويف حول القدمى يسهم غشاء حول القدمى فى تكوين الطبقة العامة للبشرة بجدار جسم الحشرة الكاملة (شكل ١٤ - ٨) ويختلف المدى الذى يستبدل فيه طبقة البشرة لليرقة فمثلا فى حشرات رتبة غمدية الأجنحة لا تكون درجة الاستبدال واسعة ولكن فى حشرات رتبة غشائية الأجنحة وثنائية الأجنحة يعاد تجديد طبقة البشرة كليا وذلك من الاقراص الحيوية للطور اليافع . فطبقة البشرة فى منطقة الرأس والصدر تتشكل من نمو أقراص زوائد الطور اليافع imaginal appendage disc أما النسيج الطلائى للبطن يتكون من اقراص متخصصة فى الطور اليافع . وفى جنس ذباب *Drosophila* يكون لمعظم العقل البطنية أزواج من اقراص بطنية وظهرية وثغور تنفسية وتتمدد هذه الأقراص لتكون طبقة فوق البشرة للطور اليافع ، أثناء ذلك تطرح الخلايا اليرقية بداخل الجسم وتبتلع بواسطة الخلايا الملتهمة .

العضلات *Muscles* : يمر الجهاز العضلى بتغير واسع النطاق أثناء مراحل تحول الحشره بمكن تقسيم العضلات إلى خمس مجاميع حسب مصيرها عند التحول :

١ - عضلات يرقية تنتقل بدون تغير إلى الطور اليافع .
٢ - عضلات يرقية يحتفظ بها مع إعادة بنائها .
٣ - عضلات يرقية تهدم وتستبدل فى الحشرة الكاملة بعضلات جديدة .
٤ - عضلات جديدة تتكون ولم تكن موجودة فى الطور اليرقى .



شكل (١٤ ـــ ١٠) : قطاع عرضى فى جناح نامى فى حشرة *Drosophila* **(أ،ب) مراحل متتالية فى يرقة ساكنة قبل التعذر . (جـ بالى ز) مراحل متقدمة فى العذراء . (عن : وادينجتون Waddington عام ١٩٤١) .**

وعموما يتم إنحلال العضلات اليرقية فى طور العذراء ويعاد بناء عضلات الحشرة الكاملة ، ولكن الوقت المحدد لذلك يختلف حيث أن بعض العضلات اليرقية لها وظائف مميزة فى طور العذراء ويتأخر هدم مثل هذه العضلات قليلا عن هدم بعض العضلات الأخرى . فمثلا فى ذباب جنس ***Drosophila*** تبدأ معظم عضلات الرأس والصدر فى التهدم قبل تكوين العذراء ويتجزأ قبل تعذر اليرقة فى حين أن العضلات الموسعة فى البلعوم لا يحدث بها أى تغير إلا بعد التعذر ويبدو أن هذه العضلات مهمة لإنبعاج منطقة الرأس للخارج عند التعذر وبعد ذلك تنحل . وبالإضافة إلى ذلك يستمر وجود زوج من العضلات فى كل عقلة بطنية إلى فترة متوسطة فى طور العذارء . ويعتقد إن هذه العضلات تساعد فى تأسيس التعقيل لبطن العذراء وذلك بواسطة تداخل كل عقلة بالعقلة السابقة لها .

ويبدأ انحلال العضلات بتمييع الحواف المحيطية بالألياف ويلى ذلك إنفصال الألياف ، فى جنس ***Ephestia*** تنفذ الخلايا الملتهمه بين الأغشية العضلية وتساعد فى عمليات الهدم . ثم تنهار الأغشية العضلية وتنفصل العضلات من أماكن إتصالها وتتجزأ وتلتهم الخلايا الملتهمة البقايا المتحلله .

ويتم تكوين العضلات الجديدة دائما من مولدات الخلايا العضليه الحرة ولكن تتم اعاده بناء العضلات

بطريقتين : ففى رتبة غمدية الأجنحة وشبكية الأجنحة تحتوى العضلات اليرقية على مجموعتين من الأنوية : الانوية العاملة اليرقية وأنويه صغيرة أخرى منتشرة فى السيتوبلازم . وعند التحول ، تتضاعف الأنوية الصغيرة وتشترك مع السيتوبلازم فى تكوين خلايا عضلية وتهاجر هذه الخلايا بجسم العضلة وترتبط معا فى خيوط لتكون أليافاً جديدة . ومن جهة أخرى فى حشرات رتبة ثنائية الأجنحه وغشائية الأجنحة ، تكون مولدات الخلايا العضلية التى تنشأ خارج العضلات اليرقية مسئولة عن تكوين عضلات الحشرة اليافعة إما عن طريق الالتصاق خارجيا أو النفاذ داخل الغشاء العضلى لكى تكون أليافاً جديدة .

أحيانا كما فى جنس *Simlium* و Chironomids توجد عضلات الحشرة الكاملة أصلاً فى الطور اليرق على هيئة أثار من ألياف عديمة الوظيفة . فمثلا العضلات الطولية الظهريه فى جنس *Simlium* يصل قطرها إلى ٤ ميكرون فى العمر اليرق الأول . وفى الأعمار اليرقية التالية يزداد نمو هذه الألياف ويزداد بها عدد الأنوية . وفى الطور العذرى التمهيدى تنقسم هذه لتكون العدد النهائى للألياف واثناء ذلك تظهر الألياف العضلية لأول مره ، وتستمر فى النمو إلى ما بعد الإنسلاخ النهائى بفترة قصيرة (هنتون Hinton, عام ١٩٥٩) .

القناة الهضمية Alimentary Canal : يعاد تشكيل القناة الهضمية بدرجة كبيره فى تلك الحشرات التى تختلف فيها طبيعة التغذية فى الطور اليرق عنها فى الطور اليافع . فى حشرات رتبة غمدية الأجنحة ، تتم إعادة بناء المعى الأمامى والخلفى عن طريق إعادة تجديد نشاط الخلايا اليرقية بدون أن يصحب ذلك انحلال للخلايا . ولكن حشرات رتبة حرشفية الأجنحة وثنائية الأجنحة تنشأ أعضاء جديدة من الأقراص الحيوبه للطور اليافع التى تبدو على هيئة مراكز متكاثره فى أطراف المعى الأمامى والخلفى وتطرح الخلايا اليرقية بداخل تجويف الجسم .

وفى الحشرات تامة التحول ، يتم تجديد كامل للمعى الأوسط ، ويعاد تشكيله غالباً من الخلايا المجددة التى توجد بقاعدة النسيج الطلائى وتتكاثر هذه الخلايا وتكون طبقة حول الخلايا اليرقية من الخارج . وبالتالى تقع الخلايا اليرقية فى تجويف القناة الهضمية الجديدة .

وقد تتكرر هذه العملية مرتين ، الأولى عند تكوين العذراء والثانية عند تكوين أنسجة الحشرة الكاملة ويعتقد إن المعى الأوسط الخاص بالعذراء يساعد الحشره على هضم بقايا أنسجة المعى الأوسط المطروحة فى اليرقة ويجرى تمثيلها لتستعمل فى عملية إعادة البناء .

أنابيب ملبيجى Malpighian tubules : فى بعض الحالات تمر أنابيب ملبيجى من اليرقات إلى الطور اليافع بدون تغير أو يحدث بها تعديل ضئيل كما هو الحال فى رتبة حرشفية الأجنحة . ونظام أنابيب ملبيجى فى يرقات حرشفية الأجنحة من النوع المستتر Cryptonephridial arrangement حيث يوجد ارتباط وثيق بين أنابيب ملبيجى والمعى الخلفى ولكن عند التحول ينحل الجزء البعيد المرتبط بالمستقيم أما الجزء القريب فيتحول إلى أنابيب الحشرة اليافعة (كريفاستافا وخارى Srivastava and Khare, عام ١٩٦٦) .

وفى حشرات رتبة غمدية الأجنحة يعاد بناء الأنابيب من خلايا متخصصه من الأنابيب اليرقية ، أما فى حشرات رتبة غشائية الأجنحة فيتم هدم الأنابيب التى توجد فى اليرقات نهائيا وتستبدل بأنابيب جديدة تنشأ من طرف المعى الخلفى .

الجسم الدهنى Fat body : يعتمد مصير الجسم الدهنى عند التحول على درجه إعادة بناء الأنسجة الأخرى . وفى رتبة غمدية الأجنحة حيث تستمر أنسجة يرقية كثيرة بدون تغير تكون درجة استنفاذ الجسم الدهنى قليلة . ولكن عند وجود عمليات اعادة بناء كثيرة قد ينحل الجسم الدهنى كليا . وفى هذه الحالة يعاد تشكيلة فى الطور اليافع من عدد قليل من خلايا دهنية يرقية أو كما فى جنس ***Musca*** من خلايا النسيج الأوسط الموجوده (ميزنكيم) **mesenchyme** بداخل الأقراص الحيويه الطور اليافع .

أجهزة اخرى Other systems : عموما عند التحول لا يحدث تغير كبير بالجهاز القصبى سوى بعض نموات قصبية جديدة لتزويد إحتياجات الطور اليافع الخاصة مثل تزويد عضلات الطيران ؛ وقد يشمل التحول ايضا إزالة بعض العناصر اليرقية الخاصة . ومع ذلك فقد يحدث تجديد شامل للجهاز القصبى كما فى جنس ***Calliphora*** وهذا يتم بواسطة مجاميع صغيرة من الخلايا تنتشر بجدار القصبات الهوائية لليرقة . ويحدث تغير بسيط فى الجهاز الدورى عند تحول اليرقة إلى الطور اليافع .

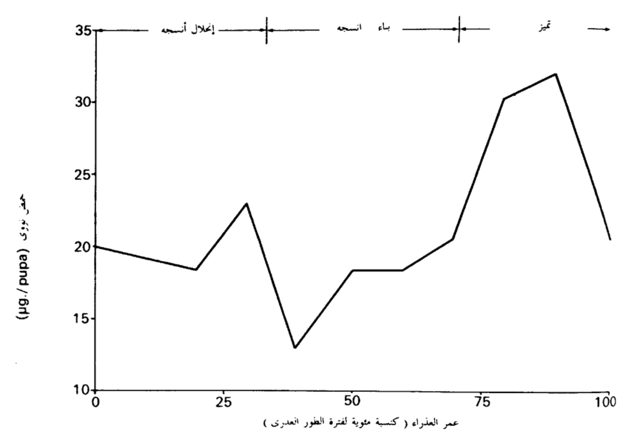
يتركز تركيب الجهاز العصبى المركزى عند التحول . فى معظم الحشرات تامة التحول ، وخاصة الأنواع المتخصصة . ويصاحب هذا التركيز حركه العقد العصبيه الخلفية إلى الأمام مما يؤدى إلى تقصير طول الموصلات البين عقدية ، وعلى سبيل المثال ، فيوجد بيرقات جنس ***Pieris*** بالإضافة إلى العقد العصبية بالرأس ٣ عقد عصبية صدرية و ثمانى عقد عصبية بطنية . وفى الطور اليافع تلتحم العقد العصبية الصدرية بالصدر الأوسط والخلفى مع العقد العصبية الأولى والثانية البطنية وبالتالى تتكون عقدة عصبية مركبة توجد بالقرب وخلف عقده الصدر الأمامى العصبية ***Prothoracic ganglion*** . وتظل العقد العصبية بالثلاث عقل بطنية التالية منفرده ولكن تلتحم الثلاث عقد الباقية معاً لتكون ثانى عقدة عصبية مركبة وخلال هذه التغيرات ينحل غلاف النسيج الضام حول العصبى ويهضم الغلاف العصبى ويعاد بناء النسيج الأول مما تبقى من الخلايا العصبية ***glial cells*** . يزداد عدد الخلايا العصبية وهذا يكون مصحوب بزيادة فى عدد الخلايا العصبية (هيوارد ,Heywood عام ١٩٥٥) .

يشذ عن هذه القاعدة الحشرات الراقية من رتبة ثنائية الأجنحة حيث يوجد باليرقات جهاز عصبى أكثر تركيزا عن الذى يوجد بالطور اليافع .

التغيرات الكيماوية الحيوية Biochemical changes : خلال طور العذارء نجد أن نشاط عمليات الأيض التى تقاس بكمية الأكسجين المستهلكة ، تنخفض فى بادىء الأمر ثم ترفع ثانيا حيث تأخذ منحنى يشبه شكل حرف **U** ويتوافق انخفاض معدل التمثيل الأيض مع فترة إنحلال الخلايا ، فى حين أن الإرتفاع التالى فى هذا المعدل يتوافق مع مرحلة بناء وتميز الأنسجة . وتنتج هذه التغيرات من تغيرات مماثلة فى نشاط انزيمات الأكسدة . والمواد الخاضعة الأساسية التى تستخدم خلال طور العذارء هى الدهون بالإضافة إلى كميات بسيطة من كربوهيدرات ولكن فى جنس ***Apis*** تعتبر المواد الكربوهيدراتية هى المواد الأساسية المستخدمة .

وعموما توجد معلومات قليلة فقط عن الأيض النتروجينى **nitrogen metabolism** فى فترة التحول ، بالرغم من أهميته فى عمليات انحلال وبناء الأنسجة . وكميه النتروجين الكليه ثابته خلال طور العذراء ولكن توجد تغيرات فقط فى نسبة البروتين النتروجينى : نتروجين فى مركبات ذات وزن جزئى صغير مثال الببتيدات والأحماض

لأمينية . ويوجد بالهيمولمف زيادة بسيطة فى تركيز بعض الأحماض الأمينية الحرة أثناء إنحلال الخلايا وانخفاض فى تركيز اثناءِ عمليات بناء الخلايا . ومع ذلك فهذه التغيرات أصغر بكثير عن تلك المتوقعة نظرا لمدى عمليات إعادة بناء الأنسجة ولا يرتفع تركيز أحماض أمينية حره أخرى فى الهيموليمف وربما لأن بروتينات اليرقة تهدم فقط إلى ببتيدات مركبه complex peptides ويعاد بناؤها إلى بروتينات الطور اليافع (شين وليفنبوك (Chen and levenbook, عام ١٩٦٦) . ويزداد ريبوسومات R N A المتعلقة بالتخليق البروتينى أثناء مرحلة بناء الأنسجة (شكل ١٤ - ١١) .



شكل (١٤ ــ ١١) : تغيرات فى كمية الحمض النووى الريبوسومى ribosomal RNA فى مراحل مختلفة لطور عذراء ذباب جنس *Calliphora* (عن أجريل Agrell سنه ١٩٦٤) .

وعند التعذر لوحظ انخفاض ملحوظ فى تركيز بروتينات الهيموليمف ويرجع ذلك إلى دخول البروتينات داخل خلايا الأنسجة . بعض الخلايا لها القدرة على الامتصاص الاختيارى لبروتينات معينة ويعتقد أن هذه البروتينات قد تكون مشتركة فى نقل الليبيدات والكربوهيدرات المزدوجة المجاميع (لوفتون ووست Loughton and West, عام ١٩٦٥) .

وتطرد فضلات تمثيل العذارء pupal metabolism فى صورة غائط العذارء meconium عند خروج الحشرة

اليافعة . خلال طور العذارء يحدث تراكم لحمض البوريك وخاصة اثناء فترة إنحلال الخلايا ، فى حين أنه فى حشرات رتبه حرشفية الأجنحة وغشائية الأجنحة يمثل حمض الونتويد allontoic acid الجزء الأكبر من الفضلات النتروجينيه للعذارء . أما فى جنس *Phormia* (رتبة ثنائية الأجنحة) فتراكم اليوريا أثناء مرحلة نمو الطور اليافع مما يشير إلى أن هذه المادة تمثل نواتج انحلال المواد النتروجينية فى هذه الحشرة .

١٤ - ٢ - ٣ العوامل التى تتحكم فى التحول

تتحكم الهرمونات فى التحول إلى المظهر اليافع هذا ولو أن النمو وهرمون الإنسلاخ يجبران طبقة البشرة على أن تتخذ مظهر الطور اليافع إلا أنها لا تتسبب فى تطور جزء معين من الجسم وقد تظهر بعض درجات التمييز لأنسجة الطور اليافع فى الجنين .

توجد بعض الأدلة التى تشير إلى أنه يوجد فى الكثير من الأعضاء مركز تمييز differentition centre يتحكم فى تطور ونمو هذا العضو فعلى سبيل المثال يظهر بقاعدة أرجل جنس *Pieris* جزء كمساحة سريعة الإنقسام الخلوى (شكل ١٤ - ٦) وينتشر الإنقسام الغير مباشر من هذه الخلايا (كيم Kim عام ١٩٦١) . كذلك تبدأ العين فى البعوض من جنس *Aedes* كتغليظ خلف منطقة العين التى ستتكون فى المستقبل ومنها تنتشر موجة إنقسامات غير مباشرة إلى الخارج ويكون التغليظ عبارة عن قرص بصرى optic placode ينمو فى مساحة سابق تحديدها فسيولوجيا ويعتقد أن تطور القرص البصرى ينشأ عن طريق العوامل التى تنتشر إلى الأمام من الجزء الخلفى فى حين أنه فى العمر اليرقى الأخير تتميز وحدات بصرية ommatidium أيضاً تبدأ من خلف وتنتشر إلى الأمام (وايت R.H. White, عام ١٩٦١) . وكمثال آخر يتحدد نموذج الجناح فى جنس *Ephestia* فى تنظيم مماثل قد يرجع أيضاً إلى إنتشار بعض العوامل من مركز التمييز الذى يوجد فى منتصف الجناح (ويجلوورث Wigglesworth, عام ١٩٦٥) .

١٤ - ٣ إنطلاق الطور اليافع Adult emergence

تعرف عملية تحرر الحشرة الكاملة من جليد العذراء أو التحرر من العمر اليرقى الأخير فى حالة التحول النصفى ، بإنطلاق الطور اليافع Eclosion . فينشق الجليد المغلف فى منطقة الصدر على طول خط ضعف يتخذ شكل حرف T فى العذراء . ولحدوث الشق فى الحشرة اليافعة تبتلع الحشرة الهواء لتزيد من حجمها ثم تزيد من حجم منطقة الصدر عن طريق اندفاع الدم إلى الأمام من البطن . أما فى حشرات رتبة حرشفية الأجنحة ، وثنائية الأجنحة ، حيث توجد بها عذراء من النوع المكبل يكون الفم منغلقاً بواسطة صفيحة متصلبة قوية وبالتالى لا تستطيع الحشرة اليافعة امتصاص الهواء مباشرة بداخل قناتها الهضمية ، وبالرغم من أن بعض الثغور التنفسية للطور اليافع التمهيدى تتصل بالثغور التنفسية للعذراء إلا أن هذا الإتصال لا يوجد فى ثغور أخرى بل تفتح أسفل جليد العذارء . وبالتالى تتمكن الحشرة من ضخ هواء من خارج الجهاز القصبى إلى الفراغ المحصور بين جليد العذارء وجليد الحشرة اليافع وتتمكن الحشرة من ابتلاع هذا الهواء لكى تزيد من حجم جسمها (هنتون Hinton, عام ١٩٤٦) .

وبعد شق الجليد تسحب الحشرة نفسها وتفرد أجنحتها باندفاع الدم خلالها . وفى كثير من الحشرات تعلق الحشرة اليافعة حديثة الإنطلاق نفسها مقلوبة رأساً على عقب حيث تساعدها قوة الجاذبية على فرد الأجنحة .

١٤ - ٣ - ١ الخروج من الشرنقة

فى حالة تغلف العذراء بخليه أو شرنقة يكون على الحشرة التحرر من هذه الأغلفة أيضاً . أحياناً يكون الطور اليافع التمهيدى قادر على درجة من الحركة تمكنه من الإنطلاق وهو مازال بداخل العذراء وهذا هو الحال فى العذارى القاطعة أو ذات الفكوك المتحركة decticous pupae التى تستعمل الفكوك عن طريق حركة من عضلات الطور اليافع فى قطع الشرنقة . أحياناً كما فى حشرات رتبة Trichoptera تكون أجزاء فم الطور اليافع غير فعالة ولذا تكون الوظيفة الوحيدة للعضلات الفكية للطور اليافع هى تشغيل فكوك العذراء عند إنطلاق الطور اليافع وتنحل هذه الفكوك فيما بعد . وتتحرك العذراء بعيداً عن الشرنقة قبل انطلاق الطور اليافع ويساعدها فى ذلك وجود زوائد الجسم حرة بالإضافة إلى وجود أشواك متجهه للخلف على جليد العذراء تساعد فى الحركة إلى الأمام .

وفى أنواع العذارى غير القاطعة أو عديمه الفكوك adecticous فتوجد وسائل آخرى تستعمل للخروج من الشرنقة . وفى الحشرات التابعه لتحت رتبه Monotrysia والحشرات البدائية من تحت رتبه Ditrysia من رتبة حرشفية الأجنحة فتتمكن العذراء الاتجاه إلى الأمام بمساعده الأشواك المتجهة إلى الخلف على الجسم فتدفع العذراء طريقها خلال جدار الشرنقة نتيجة لوجوده شفه مرتفعة أو حدبية على الرأس تعرف بقاطعة الشرنقة cocoon cutter ولا تتحرر العذراء كلية من الشرنقة ولكن الجزء الأمامى يبرز إلى الخارج والجزء الخلفى يحتجز عن طريق أشواك متجهه إلى الأمام محمله على العقلة البطنية التاسعة أو العاشره . ونتيجة لتثبيت جليد العذراء بهذه الوسيلة تتمكن الحشره اليافعه من شد نفسها على البيئة التى توجد عليها ويسهل عليها أن تسحب نفسها متحرره من جليد العذراء . وتوجدقواطع الشرنقة أيضا فى الحشرات التابعه لتحت رتبة Nematocera من رتبة ثنائية الأجنحة ولكن غالبا توجد القواطع على هيئة تراكيب مركبه .

وفى كثير من الحشرات ذات العذارى غير القاطعة ينطلق الطور اليافع من العذراء وهو مازال داخل الشرنقة ويتحرر من الشرنقة فيما بعد وجليدها مازال ليناً وغير منفرد . كما يحدث فى الحشرات الراقية التابعة لتحت رتبه Ditrysia التى تسهل تحررها رقة أغلفه الشرنقة ، أو بوجود صمام فى أحد أطراف الشرنقة من خلاله تستطيع الحشره أن تدفع طريقها للخارج فى حين أن هذا الصمام يمنع دخول حشرات آخرى . شرنقة جنس ***Saturnia*** من هذا النوع (شكل ١٤ -١٢ ب) أما فى حشرات فصيلة Megalopygidae فيوجد باب مسحور فى أحد أطراف الشرنقة . وبعض حشرات حرشفية الأجنحة تفرز ماده تلين ماده الشرنقة ، فمثلا فى جنس ***Cerura*** يخرج من فتحه الفم إفراز يحتوى على إيدروكسيد البوتاسيوم الذى يلين إحد أطراف الخليه المصنوعة من رقاق خشب ملتصقة . وبهذه الوسيلة تتمكن الحشرة من دفع طريقها إلى الخارج وهى محميه ببقايا جليد العذراء ، وديدان القز ***Bombyx*** تفرز انزيم protease الذى يؤثر على مادة سريسين Sericin الحرير ، وكذلك تنتج قليل من حشرات فصيلة Noctuidae إفرازات تلين الشرنقة .

ولدى الحشرات التابعة لتحت رتبه Cyclorrhapha تركيب يُسمى مثانة جبهية Ptilinum تسهل لها الانطلاق من الجليد العذرى كذلك تساعد الحشرة فى الحفر لتصل إلى سطح الأنقاض التى تدفن بها العذارى . والمثانة الجبهية عبارة عن كيس غشائى يقلب عن طريق ضخ الدم به بواسطة انضغاط البطن بحيث تضغط على الجليد العذرى الذى ينشق على طول خط ضعيف . وتكون المثانة الجبهيّة كاملة التركيب فى الحشرات التابعة Schizophora ولكنها توجد كتركيب أثرى فى حشرات فصيلة Syrphidae . وتختلف درجة تصلب جدار الجسم التى تتم فى هذه الحشرات قبل الخروج من الشرانق ففى بعض الحشرات يستمر الجليد لين إلى بعد انطلاق الطور اليافع وفى الحشرات أخرى خاصة المتحركة منها يتصلب الجليد قبل الخروج من الشرنقة . أى أن فى جنس *Calliphora* يتم تصلب الأرجل والأوتاد الهيكلية Apodeme والزوائد التناسلية الخارجية . أما باقى الجليد فإنه لا يتصلب إلا بعد أن يتم فرده عند تحرر الحشرة اليافعة (كوتريل ,Cottrell عام ١٩٦٤) . فى حشرات رتبة حرشفية الأجنحة لا يفرد جسم الحشرة كثيراً بعد انطلاق الطور اليافع وبالتالى تكون درجة تصلب الجليد كثيفة قبل خروج الحشرة من الشرنقة إلا الجناح فيكون مطوياً .

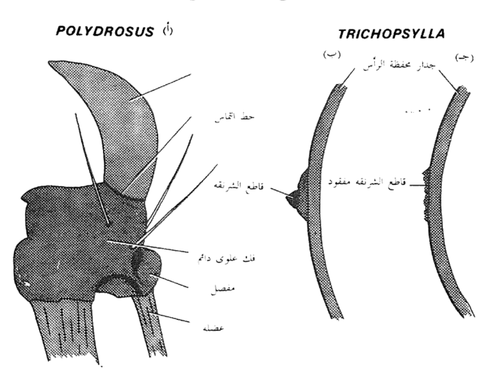
وتنطلق بعض الحشرات الأخرى من العذراء وتتصلب بالكامل قبل الخروج من الشرنقة وقد توجد بعض الزوائد التى تساعدها فى ذلك . فمثلاً حشرات رتبة غمدية الأجنحة وغشائية الأجنحة لديها فكوك قوية تساعدها فى قرض طريقها للخارج وفى بعض حشرات السوس من تحت فصيلة Otiorrhynchinae يحمل طرف الفك العلوى زائدة تعرف بالفك الكاذب False mandible (شكل ١٤ - ١٢ - ا) بواسطتها تتمكن الحشرة من الخروج من الشرنقة ، وفى معظم الأنواع تفقد هذه الزائدة فيما بعد . من ضمن فصيله Cynipidae حشرات لا تتغذى فى الطور الكامل وتهرب هذه الحشرات من جسم العائل التى تتعذر اليرقات بداخله بواسطة الفكوك ، وتعتبر هذه الوظيفة الوحيدة للفكوك فى الحشرة الكاملة .

ويتم تصلب جليد الطور اليافع فى البراغيث قبل خروجه من الشرنقة وقد تبقى هذه الحشرات بداخل الشرنقة لفترة بعد انطلاق الطور اليافع . أما خروجها فيتم عادة نتيجة تنبيه أو إزعاج ميكانيكى وفى بعض الأنواع يسهل الخروج من الشرنقة وجود قاطع شرنقة Cocoon Cutter محمل على الجبهة . فى Trichopsylla يكون قاطع الشرنقة غشاء ساقطاً (شكل ١٤ - ١٢ ب ، جـ) . أما فى ذكور الحشرات التابعه لرتبه Strepsiptera فتستعمل الفكوك فى إحداث قطع فى منطقة الرأس صدرية للعمر اليرقى الأخير الذى تتعذر بداخله . وذلك عن طريق إبراز منطقة الرأس صدرية لهذه اليرقات خارج جليد العائل ليتسنى خروج الطور اليافع (هنتون ,Hinton عام ١٩٤٦) .

١٤ - ٣ - ٢ إنطلاق الطور اليافع فى الحشرات المائية

. قد تنطلق بعض الحشرات التى تتعذر بالماء وهى ما زالت أسفل سطح الماء وتسبح الحشره اليافعة على السطح . فى حين أن حشرات أخرى قد تطفو فيها العذارى على السطح قبل إنطلاق الطور اليافع . وفى الحشرات التابعة لفصيلة Blepharoceridae يحدث بعض التصلب للطور اليافع وهو بداخل جليد العذراء بحيث يصعد إلى سطح الماء عند إنطلاقه ومنها يطير فى الجو . أما فى جنس *Simulium* و *Acentropus* فتصعد الحشره إلى سطح الماء

بداخل فقاعة هواء . وتتحصل حشرات جنس *Ancentropus* على هذه الفقاعة من الهواء المحصور بداخل الشرنقة في حين أن حشرات جنس *Similum* تضخ هواء فى الفراغ بين جليد العذارء والحشرة اليافعة وبالتالى ينطلق الطور اليافع بداخل فقاعة هوائية وتتمكن الحشرة من فرد أجنحتها بداخلها قبل الوصول إلى سطح الماء وتطفو عذارى فصيله Culicidae على سطح الماء فى حين إن عذارى حشرات أخرى مثل جنس *Chironomus* تكون مغمورة عادة فى الماء ولكن قبل انطلاق الطور اليافع بقليل تتمكن من الطفو عن طريق دفعها للهواء أسفل جليد العذراء أو بزيادة حجم الجهاز القصبى بها . وبواسطة أشواك متجهة إلى الخلف تتمكن هذه العذارى من التحرر من الشرنقة أو الأنابيب اليرقية وتصعد إلى سطح الماء . وكثير من حشرات التابعة لرتبة Trichoptera تصعد إلى سطح الماء وهى فى الطور اليافع التمهيدي ويساعدها فى العوم الأهداب التى تحمل على زوج الأرجل الوسطى وقد تستمر الحشرة فى العوم إلى أن تجد دعامة صلبه تزحف عليها للخارج . فى حشرات رتبه Trichoptera أخرى يزحف الطور اليافع التمهيدى إلى سطح الماء . أما فى حشرات رتبتى Odonata و Plecoptera فيزحف العمر اليرق الأخير على نباتات منبثقة من الماء بحيث ينطلق منها الطور اليافع من اعلى سطح الماء . وتصعد يرقات رتبة Ephemeroptera أيضا إلى سطح الماء الذى ينطلق منها الطور قبل اليافع Subimago وليس الطور اليافع . ويشبه الطور قبل اليافع إلى حد كبير الطور اليافع فيما عدا أن الأرجل والخيوط الذنيبية تكون قصيرة والأجنحة تكون نصف شفافة بدل من شفافة وتحمل اهداباً شعرية ويتمكن الطور قبل اليافع من الطيران عقب انطلاقه مباشرة ولكن سرعان ما يستقر على مكان قريب وينسلخ إلى الطور اليافع



شكل (١٤ ــ ١٢) : (أ) الفك العلوى الأيمن لحشرة *Polydrosus* **(رتبة غمدية الأجنحة) عند الانطلاق من العذراء (ب) الجزء الأمامى من الرأس فى** *Trichopsylla* **مبينا قاطع الشرنقة (جـ) الجزء الأمامى من الرأس فى** *Trichopsylla* **بعد فقد قاطع الشرنقه . (عن : هنتون Hinton عام ١٩٤٦) .**

١٤ - ٣ - ٣ توقيت انطلاق الطور اليافع

من المهم أن يوجد توقيت لإنطلاق الطور اليافع فى أنواع الحشرات وبالتالى يتفق بداية تاريخ الحياه زمنياً مع ظروف بيئية ملائمة تهيء وتسهل مقابلة الجنسين معا . وينتج عن التزامن مع البيئة تفاعل عام للبيئة مع أفراد النوع الواحد .

ولدرجات الحرارة تأثير فعال حيث أنها تؤثر إلى حد كبير على معدل النمو ودرجة نشاط الحشره . وأحيانا قد توجد فترة سكون . وفى الحشرات التى تعمر لفترة طويلة قد يلعب السكون دوراً مهماً فى التوافق الزمنى للإنطلاق حتى يتيسر تقابل الجنسين .

ومن الشائع فى الحشرات أن تنطلق الذكور قبل انطلاق الإناث بفترة قصيرة لو أن الفرق الزمنى ليس طويلاً وهذا هو الحال فى الجراد (هاملتون ,Hamilton عام ١٩٣٦)والبعوض (كليمنتز ,Clements عام ١٩٦٣) . وقد ينعكس ذلك جزئيا على صغر حجم ذكور هذه الحشرات عن إناثها .

وبخلاف التأثيرات الموسمية العامة فكثير من الحشرات يتم إنطلاق طورها اليافع فى فترة محدودة أثناء اليوم ، قد تكون ليلاً أو فى الصباح المبكر . وهذا قد يكون له تأثير تكيفى يعطى للحشرة نوع من الحماية من المفترسات حيث تكون قابلة للتهتك فى الفترة التى تسبق قدرتها على الطيران . فمثلا فى بريطانيا عندما يكون العمر اليرقى الأخير لحشرة جنس ***Anax*** (رتبة الرعاشات) على وشك الانسلاخ تترك الحشرة الماء حوالى الساعه ٢٠ أو ٢١ وبالقرب من الساعه ٢٣ تكون معظم الحشرات قد تم إنطلاقها وتبدأ فى فرد أجنحتها . وفى وقت انطلاق جنس ***Sympetrum*** (رتبة الرعاشات) ومعظم الرعاشات الاستوائية تنطلق بأسلوب مماثل ولو أن بعض الأنواع فى المناطق المعتدلة قد يحدث انطلاقها اثناء النهار وقد يرجع ذلك إلى تأثير درجات الحرارة المنخفضة أثناء الليل على نشاط الحشره .

وانطلاق الطور اليافع فى جنس *Drosophila* يتم عادة فى حدود الـ ٣ - ٤ ساعات الأولى من ضوء النهار فى ظروف يكون فيها النهار ١٢ ساعه يقابله ١٢ ساعه إظلام ويعتقد إن الحشرات تفشل فى الإنطلاق أثناء الظلام وبالتالى تمنع العديد من الحشرات المستعده عن الانطلاق ليلا إلى حين حلول فترة الإضاءة ومع ذلك يعتقد (هاركر Harker عام ١٩٦٥) . أن طول مراحل النمو المختلفة فى العذراء تتحدد بواسطة نقطة فى دورة الإضاءة التى تدخل بكل مرحلة وان مجموع هذه التأثيرات تؤدى إلى انطلاق جماعى فى الساعات القليلة الأولى من الضوء .

ويتم انطلاق ***Aedes taeniorhynchus*** أيضا فى فترة زمنية محدده أثناء النهار ولكن يتم إنطلاق حضنه مختلفة فى أزمنة مختلفة ويتوقف ذلك على حراره الجو أثناء نمو طور العذراء . ويحدث التوافق الزمنى لحضنه معينه نتيجة إتجاه اليرقات للتعذر عند غروب الشمس .

القسم الرابع

الجهاز العصبى والجهاز الحسى

The nervous and sensory systems

الفصل الخامس عشر
الجهاز العصبى
THE NERVOUS SYSTEM

١٥ ــ ١ فسيولوجيا الجهاز العصبى Physiology of the nervous system

يصل التنبيه بعدة طرق وذلك حسب طبيعة هذا التنبيه ، وصفات أعضاء الحس . وتتحول الطاقة المستقبلة بالخلية الحسية كنتيجة للتنبيه إلى طاقة كهربائية وهذه تؤدى إلى انتاج نبض عصبى nerve impulse ينتقل عبر المحور العصبى إلى الجهاز العصبى المركزى . وهنا يعبر الشبك العصبى مباشرة عبر واحدة أو أكثر من الخلايا العصبية . وتستمر عبر خلية عصبية محركة ، مارا بالشبك النهائى لإحداث أو إنتاج أى استجابة من العضو المؤثر effector organ والذى يكون عادة عضله .

١٥ ــ ١ ــ ١ استقبال ونقل التنبيه

تستقبل أنماط مختلفة من التنبيهات ميكانيكية أو بصرية أو كيماوية بطرق مختلفة ويدخل فى ذلك أعضاء حسية مختلفة ، وقد يحدث التنبيه الميكانيكى بعض التشويه الآلى لأفرع الشعيرات . وقد يحدث التنبيه الكيماوى بعدة طرق غير معروفه ، ولكن من المفترض أن السكر يكون معقدات مع جزيئات المستقبل فى مكان المستقبل . بينما قد يدخل فى الاستقبال أو التنبيه البصرى هدم أو ضعف لبعض الصبغات الحساسة للضوء . وأياً كانت طريقة التنبيـه ، فإن الطاقة المستقبلة بواسطة الخلايا الحسية تتحول إلى طاقة كهربية . وبطريقة ما فإن التنبيه يؤثر على نفاذية غشاء البلازما لفريعات الخلية العصبية ، وبالتالى يحدث لها انعكاس الاستقطاب . والجهد الناتج فى الفريعات نتيجة لانعكاس الاستقطاب يسمى بجهد المستقبل receptor potential . الذى يختلف فى الحجم ويتدرج حسب طول التنبيه الضعيف ينتج فقط جهد مستقبل ضعيف ويؤدى جهد المستقبل إلى نمو مولد الجهد generator potential . على الرغم من أنه من المحتمل ألا يمكن التفرقة بين كلا الجهدين فى الحشرات ، فإنه من المعتقد أن مولد الجهد يظهر فى منطقة الخلية العصبية perikaryon ، يتدرج كذلك مثل جهد المستقبل ، كما أنه إذا زاد عن حد حرج معين ، فإنه يتذبذب أو يوقف كل أو جزء من النبض العصبى فى المحور العصبى . (ديفس ١٩٦١) .

١٥ ــ ١ ــ ٢ النبض العصبى

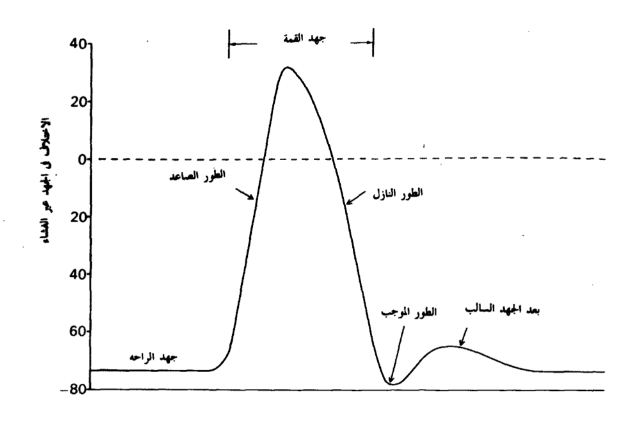
لم يدرس انتاج وتوصيل النبض العصبى فى الحشرات ولكن يبدو أنه مماثل لما يحدث فى غيرها من الحيوانات

(نارهاش ١٩٦٣ ، ١٩٦٥) . وتعتمد نظرية التوصيل Theory of conduction ، لحد كبير ، على التوصيل العصبى .

الجهد الغشائى Membrane potential :يختلف التركيز الأيونى الذى يوجد فى المحور عن ذلك الموجود فى السائل بين الخلوى ، على الرغم من أن غشاء البلازما منفذ حر . الصوديوم يُدفع إلى خارج المحور وبالتالى فإن تركيزه فى الداخل يكون أقل بكثير من الخارج . وترتبط تلك الحركة بحركة البوتاسيوم العكسية للداخل وتتأثر حركة الأيونات كذلك بالايونات العضوية غير القابلة للانتشار فى المحور ويتم معادل دونان Donnan equlibrium على غشاء البلازما ، بتركيز عالٍ من أيونات البوتاسيوم داخل المحور والتركيز العالى من أيونات الكلوريد فى الخارج (جدول ٥) وكنتيجة للتعادل يصبح داخل المحور سالب الشحنة بالنسبة للخارج والجهد الناتج فى هذه الحالة يسمى بالجهد الغشائى أو جهد الراحة membrane or resting potential ويختلف مقداره وان كان يقدر فى المحور العصبى بحوالى ـــ ٧٠ ملليفولت .

جهد العمل (الجهد التأثيرى) Action potential : لا يشبه مولد الجهد generator potential الذى قد يختلف فى مداه أو سعته ؛ يكون له مدى ثابت ويظهر من إنعكاس لغشاء المحور انه يرتبط بتغيير فى النفاذية وعندما يحدث نبض عصبى ينبه التغيير فى النفاذية بواسطة مولد الجهد ، وعندما يمر النبض على امتداد المحور فإن التغيير يكون ذاتيا . ويكون التغيير الأول قليلًا ولكن ملحوظ ، وتحدث زيادة النفاذية للصوديوم كنتيجة لطفو أيونات الصوديوم فى داخل المحور تحت معدل التركيز وهذا ينتج حركة سريعة موجبة فى النقل على داخل الغشاء ، جهد العمل action potential فى الصرصور بسرعة ٨٠:١٠٠ ملليفولت وتكون المناطق القريبة من المحور ذات شحنة سالبة وعلى ذلك يسير التيار بإنتظام للخارج من نقطة انعكاس الإستقطاب فى داخل المحور وللأمام على السطح الخارجى (شكل ١٥ ـــ ٢) التى يصل فيها هذا التيار إلى منطقة غشاء الراحة حيث ينتج إنعكاس استقطاب بسيط بحوالى ٢٠ ملليفولت وعليه ترتفع النفاذية للصوديوم . ويكون نقل التيار فى داخل الليفة للأمام موجباً ، وتزيد نفاذيته ، كما يحدث بهذه الطريقة موجه من زيادة النفاذية وعلى ذلك يتولد نبض عصبى ، على امتداد الليفة بدون نقص أو تقليل .

وتكون فترة النفاذية للصوديوم قصيرة ويتبعها بفترة زيادة النفاذية للبوتاسيوم كنتيجة لمرور البوتاسيوم لخارج الليفة والتى تصبح سالبه الشحنة فى الداخل . وهذا يعتبر مرحلة السقوط (النزول) لجهد العمل . وبالتالى فترة للقمة أو يكون جهد العمل قصير ١ ـــ ٢ (مللى ثانية) . بعد أن يصل الجهد إلى مستوى الراحة فإنه تتجاوز قليلًا نتيجة للنفاذية العالية للبوتاسيوم وهذا يعرف بطور الراحة positive phase . وبعدها يعود الجهد ثانية إلى مستوى أعلى قليلًا من العادى (شكل ١٥ ـــ ١). وينتج هذا الطور بعد الجهد السالب ، من البوتاسيوم الذى ينطلق فى مرحلة الطور النازل falling phase لجهد العمل ، الذى يتجمع خارج غشاء المحور . وعلى ذلك يقل ميل البوتاسيوم للحركة وبعد الجهد السالب negative after potential تستمر جهد الغشاء لعدة مللى ثانية ، ولكنه فى النهاية يصبح عاديا . وفى الحشرات يكون بعد الجهد السالب قصير المدة بالمقارنة بالفقاريات وربما كان ذلك بسبب وجود الفجوات lacunae بين ثنايات الغراء العصبى التى تعطى مساحة كبيرة نسبيا التى يمكن للبوتاسيوم أن ينتقل فيها بسرعة . وتبعا لعملية تكون جهد العمل ، فإن التركيب الأيونى فى المحور يتغير ، حيث يزيد تركيز الصوديوم ،



شكل (١٥ — ١) : رسم توضيحى للتغيرات فى الجهد على غشاء البلازما لمحور والتى تحدث أثناء مرور نبض عصبى .

ويقل تركيز البوتاسيوم . وتكون كمية الأيونات التى تشترك قليلة وقد قدرت على أساس أن المحور الذى يصل قطره إلى ٥٠٠ ميكرون يفقد حوالى مليون من أيونات البوتاسيوم عند مرور نبضة واحدة . وعلى ذلك ، إذا استمر عمل المحور لمدة طويلة ، فإنه يحتاج إلى ميكانيكية للاسترجاع (الاسترداد) ، حتى يعود التركيز الأيونى إلى وضعه الأصلى . يدخل فى هذه العملية مضخة الصوديوم sodium pump التى تنشط فى اخراج أيونات الصوديوم ، ربما لتغييرها بالبوتاسيوم . وبهذه الطريقه فإن تركيز الصوديوم يقل ببطء ، بينما يرتفع البوتاسيوم إلى مستواه الأصلى .

عادة لا يؤدى تنبيه أى عصب إلى انتاج نبضة عصبية واحدة nerve impulse ولكنه ينتج أكثر من نبضة . حيث أنها جميعا لها نفس المدى (السعة) ، ويمكن معرفة أى معلومات خاصة بالتنبيه ، بعدد الترددات (الذبذبات) للنبضات ، وهذه تتناسب مع حجم مولد الجهد . ومع ذلك يوجد حد للتردد الذى يمكن فيه للنبضات أن تحدث بتتابع .

ولا يسبب وجود جهد العمل ، أى تنبيه لإحداث نبض جديد ولا أى نبض من أى مكان يمر فى تلك المنطقة . وتعرف الفترة التى يتم فيها ذلك بفترة الجموح (الرفض) المطلق refractory period وتستمر من ٢ — ٣ ملى ثانية ، وبعد تلك الفترة يمكن لأى نبضة أن تمر ، ولكن بتنبيه قوى ، وعندما يسترجع العصب طبيعته فإن التنبيهات

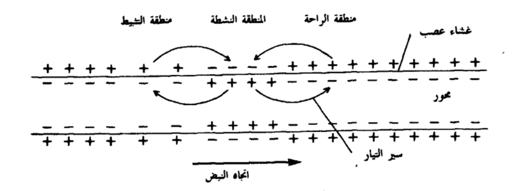
وتتناسب سرعة التوصيل فى الليفة العصبية مع قطرها . فالألياف الضخمة أو الكبيرة ذات قطر ٨ ـــ ٥٠ ميكرون لها سرعة توصيل حوالى ٣ ـــ ٧ مللى / ثانية (m.Sec.) والألياف العادية (قطر ٥ ميكرون) توصل بسرعة ١٫٥ ـــ ٢٫٣ مللى ثانية . كذلك تختلف سرعة التوصيل باختلاف درجة الحرارة .

تأثير مكونات الهيمولف على التوصيل العصبى Effect of hamolymph composition on conduction :

حيث أن مرور النبضات العصبية فى الأعصاب يتوقف على حركة الأيونات من وإلى المحور العصبى . وحيث أن النبض نفسه يتأثر بتركيز الأيونات فى الوسط الذى تمر فيه المحاور (تريهرن ١٩٦٥) فإذا كان مستوى البوتاسيوم فى السائل الخارجى مرتفعا فإن ميل البوتاسيوم للخروج من المحور يكون أقل ، وبالتالى ينخفض الجهد الغشائى . وبالمثل فإن المستوى المنخفض من الصوديوم فى الوسط الخارجى ينخفض بارتفاع جهد العمل action potential .

وفى كثير من الحشرات يكون تركيز الصوديوم فى الدم مرتفعاً ، بينما ينخفض تركيز البوتاسيوم ولكن فى القليل منها وخاصة فى الحشرات آكلة العشب مثل حشرة *Carausius* ، يكون العكس صحيحا حيث يوجد بوتاسيوم أكثر من الصوديوم . وربما يؤثر ذلك على الحالة العصبية بطريقة ما . ولكن هناك يحدث ذلك ، لأن تركيز الأيونات فى السائل بين الخلوى فى الغلاف العصبى يختلف كلية عن مثيلتها فى الهيمولف ، ويرفع تركيز الصوديوم من تركيز البوتاسيوم (جدول ٥) حتى فى هيمولف الصرصور الذى يوجد فيه صوديوم أكثر من البوتاسيوم ، فإن التركيز الأيونى فى الغلاف العصبى يكون مختلفاً . وعلى ذلك فإن النسيج العصبى يقع فى بيئته المحيطة التى تحتوى المكونات الأيونية لسوائل الجسم . ويمكن حساب تركيز الأيونات فى الغلاف العصبى للصرصور على أساس معادلة دونان Donnan equalibrium بين السائل فى الغلاف العصبى والهيمولف فى الخارج . وليس الحال كذلك فى *Carausuis* .

حيث يندفع الصوديوم فى الغلاف من الهيمولف عن طريق غلاف الحزمه العصبية perineurium ، ولكن الميكانيكية التى تجعل البوتاسيوم يستمر على مستوى عالى من التركيز غير معلومة للآن . ويعتبر الكالسيوم ضرورى لعملية التوصيل العصبى ، حيث يرتبط بالجزيئات الموجودة على الغشاء العصبى للعصب . وعندما يحدث إحلال للكالسيوم خاصة بعد كل تنبيه ، فإن نفاذية الغشاء تزيد ويكون الكالسيوم فى الغشاء متساوياً مع مثيله فى الوسط المحيط ، ويقلل مستوى الكالسيوم الخارجى مع زيادة إنعكاس الاستقطاب فى الغشاء والتثبيط العصبى الكامل nerve block . وبالتالى فإن الكالسيوم يعتبر مكونا أساسيا من مكونات الهيمولف . وفى حشرة ***Carausius*** يعتبر الماغنسيوم مكونا أساسيا من مكونات الهيمولف ومن المحتمل أنه يقوم بالاحلال محل الصوديوم لحد ما فى ايجاد جهد العمل . وفى أنواع أخرى يؤدى التركيز العالى من الماغنسيوم الى تثبيط التوصيل .



شكل (١٥ ــ ٢) : رسم تخطيطى لتوصيل النبض عبر محور عصبى ، لا يحدث التوصيل لليسار لأن الغشاء فى حالة إنعكاس refractory نتيجة مرور نبض عصب (نارهاش ١٩٦٥) .

جدول (٥) : التركيز الأيونى (ملليمولر / لتر فى الحبل العصبى والهيمولف فى حشرة *Carasius* والصرصور (عن ترهيرن Treherne ١٩٦٦) .

أيــون	تركيز الهيمولف	التركيز فى الحبل العصبى	
		السائل	مادة الخلية
	فى حشرة Carausius		
صوديوم (Na)	٢٠	٢١٢	٨٦
بوتاسيوم *(K)*	٣٤	١٢٤	٥٥٦
كالسيوم (Ca)	٦	١٢	٦٢
ماغنسيوم (Mg)	٦٢	١١٧	١١
	الصرصــور		
صوديوم (Na)	١٥٧	٢٨٤	٦٧
بوتاسيوم *(K)*	١٢	١٧	٢٢٥
كالسيوم (Ca)	٤	١٨	١٤
ماغنسيوم (Mg)	١٨٤	١٠٧	—

١٥ ــ ١ ــ ٣ التوصيل خلال المشبك العصبي

عندما ينتقل نبض على امتداد محور عصبى . فإن عليه أن يعبر المشبك العصبى ، لكى ينبه خليه عصبية أخرى أو مؤثرا effector ويشمل التوصيل عبر المشبك العصبى مواد كيماوية . ومن المفترض أن المادة المختصة تخزن فى حوصلة المشبك العصبى synaptic vesicle وعند قدوم نبض ما فإن الأغشية تنحنى حتى تصبح الحوصلة ملامسة للغشاء الخلوى ، ثم تنطلق المادة الموصلة فى فجوة المشبك العصبى synaptic gap وتصبح المادة الموصلة ملاصقه للسطح المستقبل وتتجاوز الغشاء بعد المشبكى post synaptic membrane والذى يصبح منعكس الاستقطاب نتيجة للتغير فى النفاذية ويتناسب مدى إنعكاس الاستقطاب مع عدد الحويصلات التى خرجت منها المادة . فهى تنطلق عادة فى أعداد صغيره عشوائياً . نتيجة جهود صغيرة فى فريعات بعد المشبك . تكون تلك الجهود صغيرة جداً لتنشيط النبض العصبى أو انقباض العضلة ، ولكن عندما يصل نبض عصبى فى منطقة الشبك العصبى ، فمن المحتمل أن العدد الكبير من حويصلات الشبك تنطلق بانتظام ، وعلى ذلك فإن أغشية بعد المشبك يحدث لها انعكاس إستقطاب قوى . ويكون الجهد الناتج كبيراً بالقدر الذى ينشط النبض العصبى أو نشاط المؤثر effector.

وانعكاس الاستقطاب فى الألياف بعد المشبك العصبى عمره قصير ، لأن الموصل الكيماوى سرعان ما يتحلل بالانزيم المناسب ، والموصل الكيماوى خلال الجهاز العصبى هو استيل كولين acetyl choline ولكن توجد مواد أخرى تدخل فى ذلك وخاصة عند مكان الاتصال العضلى العصبى . ويتكسر الاستيل كوين بواسطة أنزيم استيل كولين استراز acetyl choline esterase الذى يخلّق فى منطقة قبل المشبك العصبى فى الليفة العصبية على مرحلتين الأولى تفاعل مرافق الأنزيم أ ***Coenzyma A*** مع حمض الخليك ***Acetic acid*** لتكوين أستيل مرافق الأنزيم أ (***acetyl coenzyme A***) والمرحلة الثانية هى اجراء عملية أستله acetylation للكولين مع أستيل مرافق الأنزيم أ فى وجود انزيم كولين اسيتيلاز (كوهون عام ١٩٦٣) .

وتبدو مراكز الاستقبال الحسى أقل حساسية منها فى الحيوانات الأخرى . حيث تحتاج إلى تركيز أعلى من المادة الموصلة حتى تبدى فعالية فى عملية التوصيل ، وهذه قد تعكس المحتوى العالى من الأحماض الأمينية فى السائل بين الخلايا ، وتساهم الأحماض الأمينية فى انتاج التأثير المثبط والمنشط للمشبك فى الشبك العصبى ويتأثر التوصيل بالتغيرات التى تحدث فى منطقة بعد الشبك العصبى ، أكثر من تلك الناتجة عن الأحماض الأمينية الموجودة . حيث يرتبط بمعدل التوصيل فى المحاور العصبية ويستغرق النبض العصبى وقتاً طويلاً لكى يعبر المشبك العصبى ، ويختلف هذا التأخير من حوالى ١ إلى ٥ مللى ثانية ومثلاً فى الصرصور يستغرق عبور مشبك عصبى واحد فى الجهاز من قمة القرن الشرجى إلى المنطقة الأمامية للألياف العملاقة نحو ٢٥٪ (١ر٥ مللى ثانية فى ٨ر٥ مللى ثانية من زمن التوصيل) (جدول ٦) قد يكون التأخير أطول كما فى الشبك العصبى بين الألياف العملاقة والألياف المحركة إلى الأرجل ، حيث يكون متوسط التأخير أو الاطالة فى الشبك العصبى أكثر من مرتين من الزمن الكلى لأى حالة فى الاستجابة المنعكسة .

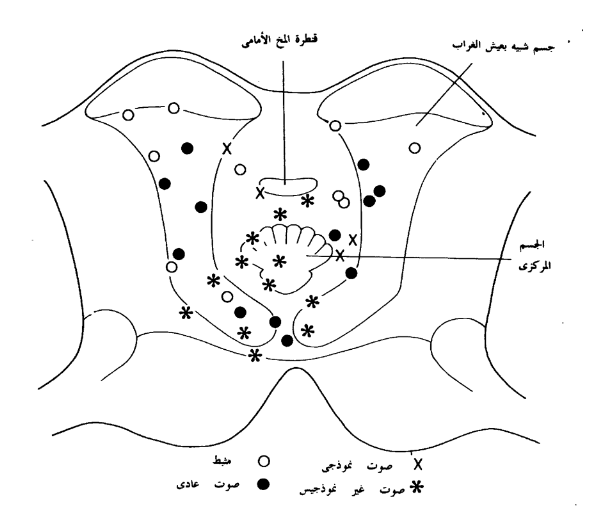
جدول (٦) : بعض الحالات والزمن المستغرق فى الاستجابة فى الصرصور .

الحالة	الزمن بالملل ثانية
١ ــ الزمن المحتمل لاحداث تنبيه لمستقبلات القرن الشرجى	٥ر٠
٢ ــ زمن التوصيل فى عصب القرن الشرجى	٥ر١
٣ ــ التأخير فى المشبك للاتصال الحسى العملاق	٥ر١
٤ ــ زمن التوصيل فى الليفة العملاقة	٨ر٢
٥ ــ تقدير زمن التأخير فى التوصيل المحرك	متوسط ٢ر٣٨ حد أدنى ٥ر١٣
٦ ــ زمن التوصيل فى العصب المحرك السريع	٥ر١
٧ ــ التوصيل العصبى العضلى	ــ ر٤
٨ ــ زيادة نمو الانقباض	ــ ر ٤

١٥ ــ ١ ــ ٤ التفريغ الذاتى

ظهور نبض ما فى ليفه عصبية عادة ما ينتج من تنبيه خلية حسية . ولكن كثير من المحاور العصبية تطلق نبضات تفرغ ذاتيا discharge spontaneously فى غياب أى تنبيه عصبى وهذا التفريغ قد يزيد أو ينقص بتنبيه حسى للداخل أو قد يظل بدون تأثر . وتستمر هذه الانفجارات المتقطعة intarmittent bursts لمدد طويلة . وفى بعض الأحيان قد يختص التفريغ الذاتى spontaneous dischargeنتيجة لاستمرار التوتر العضلى muscle tonus ولكن عموماً قد يكون تأثيرها يهدف فقط إلى حفظ الجهاز فى حالة نشطة وبالتالى تستجيب بسرعة لأى مؤثر ومن ثم يسهل تنبيهها . وقد تكون المنبهات التى تحت الحد الحرج فى ليفة غير نشطة وقد تنتج من استجابة فى ليفه قد سبق حدوث تفريغ ذاتى بها discharge spontaneously (رويدر ١٩٦٣) .

ويختلف معدل التفريغ الذاتى بالحرارة ، فعلى سبيل المثال يرتفع التنبيه الخارجى out put لعقدة عصبية معزولة للصرصور بإرتفاع الحرارة للحد الأقصى ثم تنخفض لأسفل . وتعتمد درجة الحرارة التى توصل للحد الأقصى على درجة الحرارة التى سبق للحشرة التعرض لها . فالعقدة العصبية للحشرات التى تركت على ٢٢° م يكون لها حد أقصى على درجة ٢٢° م . بينما فى الحشرات التى حفظت على ٣١° م يرتفع الحد الأقصى إلى ٣١° م . ويعطى التغيير المفاجيء فى الحرارة تأثيرا مختلفا فى الألياف المختلفة .



شكل (١٥ ــ ٣) : رسم تخطيطى للمخ فى *Acheta* (مستقيمة الأجنحة) . التنبيه فى النقاط المسجلة ينتج الأنماط المختلفة من الأصوات والسلوك المرتبط .

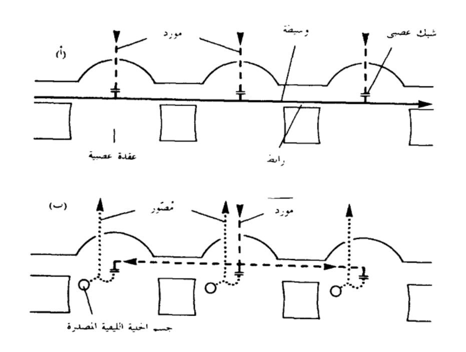
١٥ ــ ٢ التكامل فى الجهاز العصبى Integration in the nervous system

لا يعمل الجهاز العصبى فقط كرابط بسيط بين المستقبلات والمؤثرات effectors بل إنه يكمل الانشطة للأجزاء المختلفة من الجسم ، وعلى ذلك يتم السلوك المناسب والتغييرات المنظمة الداخلية . وعلى الرغم من أن العقدة الخلفية تكون مستقلة autonomous فى تنظيم مثل تلك الأنشطة كالمشى والتنفس فإن المحصلة يجرى تنظيمها وفقا للتنبيهات الداخلية التى تستقبل من الاجزاء الأخرى من الجسم ، وبهذه الطريقة تكون أنشطة الجسم عموماً مترابطة (هيوير ١٩٦٥ ، رويدر ١٩٦٣) . المخ هام فى عملية التكامل ، والجسم شبيه عيش الغراب (بالذات) دور فعال فى تنظيم السلوك المعقد لمجموعة من الحلقات مع بعضها ، حيث يعمل كمنظم ويسيطر على التحكم فى السلوك المؤقت والمستديم ففى صراصير الغيط مثلاً يتكامل التأثير الداخلى من عدة مستقبلات مثل العيون والأعضاء

الطبلية والحبل العصبى البطنى ، وكلها إشارات تدل على وجود حوامل المنى spermato phore من عدمه وتلك تحدد حدوث الصوت من عدمه . ويعتمد نوع الصوت الصادر على التنبيه على مواقع خاصة فى الجسم شبيه بعيش الغراب corpora pedunculata ، تنبيه الكأس فيثبط إحداث الصوت بينما ينشط التنبيه للفص ألفا والفص بيتا صوت المناداة أو الغزل مع السلوك المناسب (شكل ١٥ ــ ٣) وفى كثير من الحالات يكون خروج التنبيه من المخ مثبطا لنشاط العقدة الخلفية .

ويعتمد التكامل بين الوحدات المحركة المختلفة فى الجسم لحد كبير فى الحقيقة على أن بعض الخلايا العصبية الوسيطة تمر خلال العديد من الحلقات وتكوّن تشابكا عصبيا مع عدد من الخلايا العصبية . مثلاً بعض الوصلات البينية تضم عدداً من الأعصاب الحسية والمحركه يمكنها أن تعمل كرابط أو منظم relay فى عدد من الأقواس الانعكاسية (حسية / محركة) (شكل ١٥ ــ ٤ أ) .

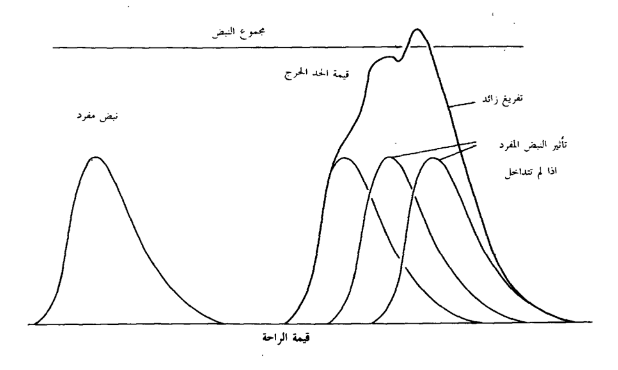
وعلى العكس قد ترفع ليفة واحدة حسية أو تنخفض من عقدة إلى أخرى محدثة اتصالا شبكيا مع ليفة محركة مع كل من العقد العصبية التى تدخلها (شكل ١٥ ــ ٤ ب) . وتوجد اختلافات أخرى فى هذا النموذج .



شكل (١٥ ــ ٤):رسم تخطيطى يوضح بعض الأنماط من الاتصالات بين الخلايا المختلفة .

وتؤثر طبيعة الحالة الفسيولوجية والتشريحية للمشبك العصبى synapse كذلك على التكامل . مثلاً قد يحدث أن الجهد بعد المشبك postsynaptic potential الناتج من وصول نبض واحد فى مشبك عصبى قد يكون كبيرا بالقدر الكافى لتوليد أى نبضه ثم ما يلبث أن يختفى ببطء . فإذا ما جاء نبض ثانى للمشبك محدثاً انعكاس استقطاب أكثر لليفه بعد المشبك ، قبل أختفاء الجهد الأول بالتالى فالجهد الكلى ينتج من انعكاس استقطاب الأول والثانى الذى قد يزيد الحد الحرج وينبه لاحداث نبض (شكل ١٥ — ٥) . وقد يحدث هذا الجمع العادى (حيث المشبك) بنسبة ١:١ بين الألياف قبل pre وبعد post المشبك العصبى (شكل ١٥ — ٦ أ) .

وقد يحدث فى بعض التشابك العصبى أن تتشابك بعض الألياف الموردة مع ليفة موصلة فى نقطة ما (شكل ١٥ — ٦ ب) وهذه تعرف بالمشبك المتجمع Convergent synapse . وفى هذه الحالة فإن جهد بعد المشبك الذى ينتج من تنبيه لليفة قبل المشبك قد يكون تحت الحد الحرج subthreshold ، ولكن إذا وصلت عدة ليفات مع بعضها فإن الجهد الناتج من التأثير المشترك سوف يزيد عن الحد الحرج ، ويؤثر على الألياف بعد المشبك ، ويعد مشبك الألياف الحسية فى القرن الشرجى للصرصور مع العصب العملاق من النوع المتجمع .

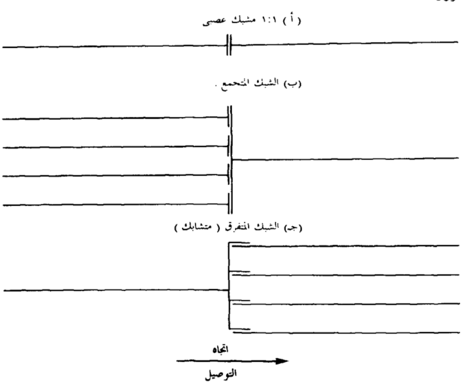


شكل (١٥ — ٥) : رسم تخطيطى يوضح التغير فى الجهد فى الغشاء بعد المشبك . (أ) جهد بسيط ناتج من نبضة واحدة (ب) الزيادة فى الجهد نتيجة نبضات تصل فى تتابع سريع وتجمعت ولذلك تحدث زيادة عامة . تزيد على قيمة الحد الحرج وتؤدى إلى تكوين جهد العمل action potential

قد يحدث التكامل كذلك فى مشبك نتيجة لتلاقى الألياف المتجمعة convergence من أجزاء مختلفة من الجسم . هذه تتم فى النهاية الأمامية لليفة العملاقة فى الصرصور فى العقدة الصدرية الأخيرة وتتأثر الليفة العملاقة / الليفة المحركة فى المشبك كذلك بالألياف القادمة من عقد الرأس .

فإن الجهد (التأثير) الناتج ينبه الألياف بعد المشبك وعلى ذلك فإنها تكون أكثر أستعداداً للتأثر بالنبضات التى تصل إليها عبر الليفة العملاقة .

أما الشبك المتفرق divergent فقد يحدث (شكل ١٥ ـــ ٦ جـ) نبضا معينا فى الليفة قبل المشبك ينتج عنه تأثير فى عدد من الياف بعد المشبك . وتعتمد العلاقة بين التفريغ فى الألياف قبل وبعد المشبك على صفات الخلايا الوسيطة . على الرغم من أنه فى كثير من الحالات ينتج من نبض واحد فى ليفة قبل المشبك نبضة واحدة ، والليفة بعد المشبك تكون مستقلة عن الجهد ، ولكن فى البعض الآخر توجد بينهما علاقة بالرغم من أنها قد لا تكون مباشرة بالضرورة .



شكل (١٥ ـــ ٦) : رسم تخطيطى للأنماط المختلفة للمشبك العصبى .

١٥ ـــ ٢ ـــ ١ التثبيط

لا يشمل التكامل فقط تنبيه الخلايا العصبية ولكنه يشمل التثبيط كذلك . ويحدث التثبيط بإحدى طريقتين : ١ ـــ التنبيه الخارجى من الجهاز العصبى المركزى يحدث له تثبيط أو إلغاء abolished ٢ ـــ أو أن نبضه العصبى

المار من الجهاز العصبى المركزى قد يثبط نشاط المؤثر effector بدلاً من تنبيهه . وتعرف هاتان الظاهرتان بالتثبيط المركزى والتثبيط الخارجى (المحيطى) على التوالى . والتثبيط المركزى معروف جيداً فى الحشرات ، فمثلاً الجهد التلقائى للعقدة البطنية الأخيرة فى فرس النبى تثبط عن طريق عقدة الرأس . فإذا ما أزيلت الرأس فإن جهد العقدة يزيد بدرجة ملحوظة ، وذكر فرس النبى يقوم بحركات الزواج بالبطن التى سبق تثبيطها . وليس لعقدة الرأس وحدها تأثير مثبط ، فعلى سبيل المثال فإن رجل الصدر الأمامى التى تعطى رد فعل فى الجراد تثبط عقد الصدر الأوسط والخلفى وكذلك عقدة تحت المرىء (روديل ١٩٦٦) ومن المحتمل أن يكون لهذا التثبيط المركزى الذى يظهر فى العقد العصبية أهمية فى تنظيم كثير من الأجهزة فى الجهاز العصبى للحشرة (رويدر ١٩٦٣) .

وفى كثير من الحالات ، كما هو الحال عند تثبيط جهد العقدة البطنية لفرس النبى فإن التأثير المثبط يظهر تلقائياً فى المخ أو أى عقدة أخرى . وفى حالة أخرى قد يؤدى تنبيه أعضاء الحس إلى تثبيط مركزى . فى ذبابة *Formia* مثلاً يرتفع الحد الحرج للمذاق لمستقبلات الحس الكيماوية فى الرسغ والشفه السفلى بسرعة بعد التغذية وهذا يرجع إلى التثبيط المركزى الناتج من الشحنة الواردة من المستقبلات الحسية فى جدار القناة الهضمية التى تنبه بتناول الطعام . فإذا ما قطع العصب المريئى الذى يغذى تلك المستقبلات ، فإن التثبيط يتوقف وتستمر الذبابة فى التغذية .

التثبيط المحيطى غير معروف جيداً فى الحشرات ، ففى النطاطات تغذى العضلة الباسطة القصبيه extensor tibialis للرجل الخلفية بثلاثة أعصاب إحداها العصب السريع fast والثانى البطىء slow بينما يكون الثالث فى حشرة *Romalia* مثبطاً .

ويثبط النشاط فى هذا المحور الانقباض العضلى الناتج من التنبيه خلال المحور البطىء وأحياناً يكون التثبيط كاملاً . وهذه الألياف كذلك لها تأثير مثبط فى الجراد وغير محدود .

ويعتمد التثبيط فى بعض الحالات على الأقل على طبيعة الموصل المشبكى أو على الغشاء بعد المشبك الأخير حيث أن التنبيه عن طريق الموصل transmitter قد يصبح زائد الإستقطاب بدلاً من انعكاس الاستقطاب وعلى ذلك يوجد نقص فى وجوده ولا ينتج عنه أى نبض .

١٥ - ٣ التعلم Learning

للميكانيكية العصبية دور فى التعلم ، الذى قد يحدد على أنه تغيير فى التأقلم فى سلوك الفرد نتيجه للخبرة ويمكن تقسيمها إلى عدد من الأنماط .

التعود Habituation : التعود هو مصطلح يستخدم للتعلم الاستجابه لمنبه وذلك برفض قد يكون له فاعلية فى حياة الحيوان . مثلا تتحرك حشرة *Nemeritis* (غشائية الأجنحة) بعيداً عن رائحة زيت السيدر ولكن إذا استمر تعودها باستمرار للرائحة ، فإنها تتعود على تحملها . والصراصير كذلك إذا ما ازعجت باستمرار فإنها تتعود على الازعاج بدلا الهروب منه .

التكييف Conditioning : أى حيوان يمكن تمرينه على الاستجابة لمنبه قد لا يكون له مفعول سابق . فإذا ما تكرر

التنبيه من وجود منبه مؤثر فتسمى هذه العملية بالتكييف ، مثلًا لا يستجيب النحل عادة لرائحة الكومارين Coumarin ، ولكن يمكن تمرين الحشرة على هذه الرائحة مع الطعام ، وذلك بالتعريض للرائحة أثناء تناول الطعام (سكر + ماء) وبعد حوالى ٧ تمرينات فإن الرائحةنفسها تكون كافية لكى تمد النحله ممصها ، ونفس الشيء بالنسبة للديدان القياسة *Plusia* (حرشفية الأجنحة) التى تحدد مكان الأزهار التى تتغذى عليها بالرائحة فقط ، ولكن وجد انها تتعود بالتمرين على الغذاء كما تتعود على شكل الأزهار مع التغذية ، وبالتالى تستخدم الرؤية والشم فى البحث عن الغذاء .

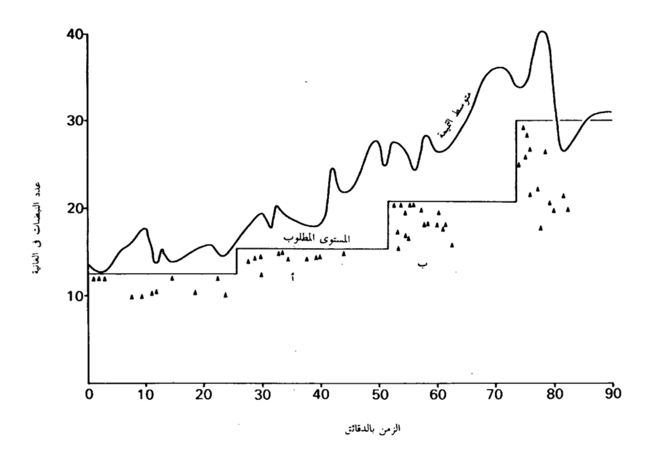
المحاولة والخطأ فى التعلم Trial-and- error learning : يقال لأى حيوان أنه تعلم بالمحاولة والخطأ إذا ما ارتبط بتنبيه خاص مع فعل حركى كنتيجة للتعزيز فى بعض السلوك . مثلاً خنفساء *Leptinotarsa* (غمدية الأجنحة)لا يمكنها فى البداية تميز الوليف (الجنس الآخر) ، حيث أنها لا يمكنها تمييز الأفراد من الأجناس الأخرى عن أفراد نوعها أو تمييز الرأس من المؤخرة . ولكنها تميز فقط المحور الطولى للجسم ومن المحاولات العديدة للتزاوج فإنها تتعلم تمييز الرأس من المؤخرة وكذلك معرفة أفراد نوعها .

التعليم المتأخر Latent learning التعليم المتأخر هو عبارة عن ترابط للتنبيهات أو للمواقع التى لها فاعلية معينة ، وبدون أى عائد واضح أو مباشر . فى الحشرات يعتمد التعليم المتأخر دائماً على تمييز الحشرة للعلامات الأرضية لكى تصبح متأقلمة على المنطقة التى تعيش فيها ، فذئب النحل *Philanthus* (غشائية الأجنحة) يتعلم موقع عشه بالعلامات الأرضية المحيطه به وتلك يتعلمها فى طيران التوجيه ، الذى يستغرق نحو ٦ ثوانى تستنفذها الحشرة عند تركها للعش . وبعد فترة حوالى ٩٠ دقيقة تميز الحشرة العلامات الأرضية وتجد طريقها للعش .

زمن الحس Time sense : كثير من الحشرات لها أوقات نشاط تعتمد على الخبرة السابقة التى تستمر لوقت تحت الظروف الثابتة . الصرصور مثلاً يكون نشيطاً فى الظلام ويستمر كذلك فى حالة نشاط لوقت معين حتى فى استمرار الضوء . وهذا الرقم يعتمد على افراز عصبى من خلايا العقدة العصبية تحت المرىء (هاركر ١٩٦٤) .

١٥ ــ ٣ ــ ١ الاساس العصبى للتعلم

المعلومات المعروفة عن التغييرات العصبية والعمليات التى تتدخل فيها قليلة والمعتقد أن المخ ، وخاصة الغده شبيهة عيش الغراب مهمة فى هذا الشأن . جسم عيش الغراب من الناحية المورفولوجية ، جسم كبير الحجم فى الحشرات التى لها مجموعة من السلوكيات . ويصل لقمة نموها فى الحشرات الاجتماعية من غشائية الأجنحة ففى شغالات النحل يحتل هذا الجسم نحو ١٣٫٥٪ من حجم المخ ، بينما تصل إلى ٩٫٢٪ من حجمه فى الملكة ، ٥٫٦٪ فى الذكر . فى النمل تكون يكون هذا الجسم اكبر فى الأفراد المجنحة أكثر منها فى الشغالات ويمكن تمرين النمل على تعلم بطريقة بالابصار من خلال شبكة T - maze ، ولكن عندما تقطع الموصلات مع جسمعيش الغراب فإنه يفقد هذه الصفة على الرغم من أن الحشرة تكون عندئذ مبصرة .



شكل (١٥ – ٧) : تسجيل عدد النبضات فى الثانية التى تصل إلى عضلة مقربة فى حرقفة الجراد . والتردد يظل ثابتاً للفترة على المستوى المطلوب وذلك نتيجة للصدمة الكهربية كما هو موضح بالمثلثات تحت الرسم . بعد مجموعة من الصدمات على أ ، ب فإن التردد للنبضات يرتفع ويظل كذلك (هولى ١٩٦٤) .

والتكييف بتكرار التنبيه واضح على المستوى العصبى فى الصرصور . فإذا ما نبه القرن الشرجى ، بعد كل $\frac{١}{٢}$ دقيقة بتيار من الهواء فإن عدد النبضات التى تحدث فى الحبل العصبى البطنى استجابة لكل تنبيه تتلاشى . وقد استنتج بإن جزء من هذه الميكانيكية يتناقص ، والاستجابة للهواء تتم فى العقدة البطنية الأخيرة (هيوج ١٩٦٥) .

من الأدلة الأخرى على أن العقدة البطنية تقوم بدورها فى التعليم تجربة أزيلت فيها رأس الجراد ولكنه أمكنه بالتعلم أن يترك رجله مفرودة لكى يتحاشى الصدمة الكهربية . وينتج الارتفاع فى الاستجابه من انقباض عدد من العضلات ، ولكن العضلة الرافعة فى الحرقفة لها أهمية خاصة بدفع الرجل أو إحداث صدمة كهربية بعد حدوث انخفاض فى التردد وتحدث هذه العضلة زيادة ثابتة (مستمرة) فى تردد النبضات فى العصب المحرك ، وعلى ذلك تنقبض العضلة فترتفع الرجل بالزيادة التدريجية ، وقد أعطى معدل تفريغ الشحنة discharge التى عندها تحدث الصدمة ٣٠٠٪ زيادة فى تردد العصبه المحرك المتأثر (شكل ١٥ ــ ٧) .

وعموماً يعتقد أن انطلاق دفعة من النبضات فى العصب الحسى يتبعه تغيير تردد الخلية المحركة العصبية التى تبطىء خروج الجهد من الخلية المحركة فى اتجاه التغيير الأصلى وعن ذلك يتحاشى أى تنبيهات أخرى .

بالنسبة لحركة الرجل فإن ذلك يعنى أن انخفاض الشحنة المفرغة فى العضلة الرافعة يؤدى إلى الإقلال من توتر العضلة وبالتالى تسقط الرجل لأسفل وكنتيجة لذلك فإنها تلمس سطح السائل وتتلقى صدمة . وزيادة الجهد نتيجة للصدمة يؤدى إلى زيادة فى افراغ الشحنة فى العصب المحرك وعلى ذلك يزيد توتر العضلة وترتفع الرجل . واستمرار تلك الشحنة يؤدى إلى استمرار رفع الرجل .

وواضح من تلك التجربة أن تردد النبض فى العضلة الرافعة يحدث فى العقدة الصدرية الثالثة ، وعليه فإنه يجب أن يأخذ فى الإعتبار أن عملية التكيف يمكن حدوثها بالاستجابة لأى مؤثر خارجى ، وهذه التغيرات يمكن أن تنعكس إذا ما تغيرت العلاقة مع البيئة .

الفصل السادس عشر

العيون والإبصار

THE EYES AND VISION

١٦ ـــ ١ استقبال الضوء Reception of light

تعتبر عصا الأبصار هى مستقبل الضوء فى العين ومن المحتمل أن تعمل كدليل للموجات وتصطاد (تمتص) أغلب الضوء النافذ لها . ومعامل الأنكسار لعصا الأبصار أعلى من الخلايا المجاورة وعلى ذلك فإذاً لا ينفذ الضوء منها بزاوية غير قائمة (مثل الشعاع ب فى شكل ١٦ ـــ ١) وينعكس الضوء كلية على السطح الداخلى (مثل الشعاع أ فى شكل ١٦ ـــ ١) .

وفى الفقاريات ، لتحويل طاقة الضوء إلى تنبيه عصبى **nerve impulse** يدخل فى ذلك الصبغات المستقبلة للضوء . وهى عبارة عن كروموبروتين **chromoprotein** يسمى بالرادوبسين **rhadopsin** الذى يتكون من الرتنين **retinene** (الدهيد فيتامين أ) مرتبط مع بروتين . وإنتاج الرادوبسين عملية مستمرة ولكن يزال فى وجود الضوء باستمرار ، وإنطلاق الرتنين مع تغيير فى ترتيب الجزيئات يؤدى إلى التنبيه العصبى . وفى الظلام لا يحدث إزالة وعلى ذلك فإن الرادوبسين يتراكم . والبيانات المتاحة تحمل على الاعتقاد بأن تلك التى تجرى فى الحشرات تشابه من حيث المبدأ ما يحدث فى الفقاريات . حيث أمكن فصل الرتنين من رأس حشرات غشائية الأجنحة *Hymenoptera* وثنائية الأجنحة *Diptera* ومستقيمة الأجنحة *Orthoptera* ومن غيرها من الرتب الأخرى . حيث يتحول عكسياً إلى فيتامين (أ) بفعل أنزيم مؤكسد **dehydrogenase** .

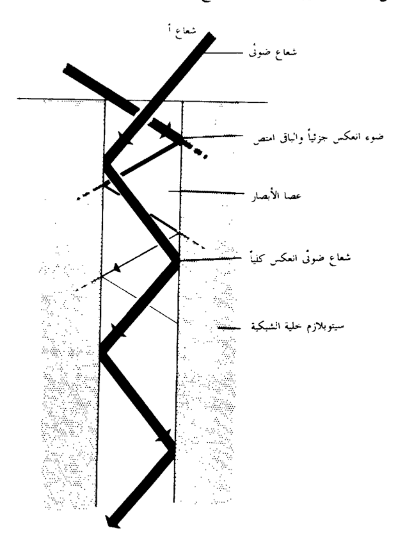
وقد وجد كذلك أن الرأس المتكيفة على الظلام لنحل العسل بها نسبة الرتنين : فيتامين أ ٤ : ١ بينما وجدت هذه النسبة فى تلك المتكيفة على الضوء ٤:١ وهذا يؤدى إلى الافتراض أن الرتنين يتحول إلى فيتامين أ فى الضوء (جولد سميت ووارنر ١٩٦٤) . وربما يختلف مدى الامتصاص لصبغات الأبصار حسب البروتين الذى يتحد معه الرتنين . ومن المحتمل أنه فى بعض الحشرات يوجد ثلاث صبغات بدرجات مختلفة من الحساسية .

١٦ ـــ ١ ـــ ١ الجهاز الحسى

ربما تتوقف فعالية الجهاز البصرى على الفاعلية الميكانيكية للمستقبلات الحسية . وخاصة عدد الموصلات الحسية . ويمكن لعنصر واحد أن يحس بتنبيه عصبى واحد . ومع ذلك فالصورة المركبة الساقطة على المادة

لأساسية قد يكون من المهم معرفة ما إذا كانت عصا الأبصار هى وحدة وظيفية واحدة أو إذا كانت العصيات الحسية للقطع العصوية (rhabdomeres) تؤدى وظائفها مستقلة عن بعضها البعض .

ونظرية التحليل الضوئى للرؤية ونظريات تمييز الألوان ومستوى الاستقطاب يعتمد أساساً على الوظيفة المستقلة لكل قطعة عصوية rhabdomere . ففى ثنائية الأجنحة ونصفية الجناح تكون القطع العصوية منفصله وتعمل كل منها مستقلة عن الأخرى . ولكن فى النحل — التى فيها تكون القطع العصوية متصلة فى أزواج — تبدو عبارة عن أربعة مستقبلات فقط . وفى حالات أخرى تكون واحدة فقط ، وإذا كان الحال كذلك فإن الأعضاء الحسية تكون العامل المحدد فى الرؤية فى تلك الأنواع .



شكل (١٦ — ١) : رسم تخطيطى يوضح تأثير صيد الأبصار للضوء .

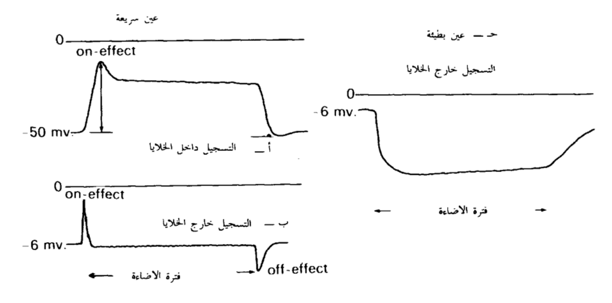
شعاع الضوء الداخل على اليمين يحدث له انعكاس كامل بينما الشعاع الساقط من اليسار ينعكس جزئياً ويمتص بواسطة خلايا الشبكية . (بعد Kuiper ١٩٦٢) .

ولكل خلية شبكية محورها العصبى الذى يمر خلال الغشاء القاعدى فى قاعدة العين ، وتلك المحاور قد تتصالب أو تبقى فى حزم وإذا ما ظلت تلك المحاور منفصلة أو متصلة مع بعضها فمن الصعب تحديد ذلك . ولكن فى النحل يوجد عدد قليل من المحاور وحيدة القطب فى الطبقة العقدية Lamina ganglionaris أكثر من وجود خلايا الشبكية فى العين مما يدل على أن المحاور فى عدد من خلايا الشبكية من الضرورى أن تتشابك مع كل خلية عقدية . على الرغم من عدم توافر معلومات تفصيلية عن التوصيلات فى الفص البصرى ويبدو أن الألياف الخارجة من كل خلية شبكية تبقى منفصلة لمسافة قصيرة نسبياً .

الاتصال المتعامد (المتصالب) بين الوحدة العينية التى هى غالباً ما تحدث فى الفص البصرى يمكن حسابها فى العيون ذات المستوى العالى من الحدة بظاهرة التثبيط الجانبى (هارتلاين وآخرون ١٩٥٦) .

١٦ ــ ١ ــ ٢ الاستجابة الكهربية الناتجه من التنبيه

للخلايا الباقية من الشبكية جهد كهربى يعادل ٢٥ ــ ٧٠ مللى فولت (.mv) ، الداخلى منها يكون سلبياً بالنسبة للخارجى . ويخفض الضوء الساقط على تلك الخلايا الجهد فى شغالة نحل العسل ويحدث هذا الانخفاض فى الجهد أثناء فترة الإضاءة وتزداد درجة إزالة الاستقطاب مع شدة الضوء . ومع شدة الضوء العالية فإن الخلية تزيل شدة الاستقطاب أولًا وبالتالى فإن الجهد الكهربى ينخفض اولاً إلى الصفر ثم يصبح من ٢٠ ــ ٣٠ ملليفولت أسفل الجهد المتبقى (شكل ١٦ ــ ٢) ويؤخذ الجهد المحتمل كمولد للجهد الذى يظهر فى عصا الأبصار ثم ينتشر عبرها إلى خلايا الجسم أو ربما انتقل التنبيه لعصا الأبصار إلى خلية الجسم بطريقة ما ، وأول تغيير فى الجهد يحدث بعد ذلك . (Ruck ١٩٦٤) وقد يظهر الجهد الشوكى Spike فى محور خلية الشبكية .



شكل (١٦ ــ ٢) : الاستجابة الكهربية للعين (أ) التسجيل البين خلوى فى خلية الشبكية لذبابة *Calliphora* (ب) التسجيل خارج الخلايا (جـ) التسجيل الكهربائى من عين حشرة *Tachycines* .

وتقاس العين عموماً من خارج الخلايا extracellularly ويسمى هذا بالتسجيل الكهربائى للشبكية electoretinogram وهذا عبارة عن مجموع الجهد الذى يظهر فى العين والفص البصرى وهذه التسجيلات القرنية تكون سالبة بالنسبة لخلايا الشبكية . وعندما يوجه الضوء للعين فالقرنية سرعان ما تصبح ذات جهد سالب . وهذه توجد (انخفاض بطىء) خلال فترة الاضاءة (شكل ١٦ ــ ٢ جـ) ويأتى هذا الجهد من خلايا الشبكية وربما تمثل مستقبل مولد الجهد . وربما ينبسط فوقها تأثير موجب خفيف on وهذا يعتبر تغيير مؤقت فى الجهد عندما تتعرض العين للضوء اولاً وربما يظهر فى أجسام الخلايا العصبية للطبقة العقدية ، وتأثير سالب off وهذا يكون تغيير عابر (سريع الزوال) عندما يتوقف الضوء . وارتفاع التأثير المتعرض الموجب يختلف وقوة التنبيه ومدى تأقلم العين . واقترح أوترم (١٩٥٨) أنه يمكن تقسيم العيون إلى نمطين حسب التسجيل الكهربى للشبكية electroretinogram فى مستقيمة وحرشفية الأجنحة (خاصة الحشرات التى تطير ببطء) حيث تكون الاستجابة بطيئة للضوء (شكل ١٦ ــ ٢) وهذه الحشرات لها قدرة ضعيفة على الرفرفة . وتردد الرفرفة يصل إلى حوالى ٤٠ ــ ٥٠ فى الثانية . والعين التى بهذه الصفات تسمى عين بطيئة . من ناحية أخرى ففى ثنائية وغشائية الأجنحة (سريعة الطيران) يوجد تأثير إنارة موجب قوى . وأحياناً يسبق بتوتر سالب خفيف . ثم يعود إلى معدله فى وقت الراحة ماعدا بعض الأرجحة السالبة عندما يختفى الضوء (شكل ١٦ ــ ٢ ب) . وهذا النوع من العيون أقل حساسية من العيون البطيئة ولكن تردد الرفرفة حوالى ٣٠٠ فى الثانية وتسمى العيون من هذا النوع بالعيون السريعة . ويقترح أن جهد الإنارة الموجب يظهر فى الطبقة العقدية فى الحشرات السريعة الطيران ويمنع انعكاس الاستقطاب لخلايا الشبكية ، وعلى ذلك يمكنها الاستجابة إلى تذبذب أسرع للصور أكثر من الممكن فى حالة ما إذا كان انعكاس الاستقطاب فى العيون البطيئة . ويظهر كذلك فى الفص البصرى نشاط ذاتى منتظم يكون أسرع فى العيون السريعة أكثر منها فى العيون البطيئة ويرتبط مدى التنبيه مع عدد العوينات المعرضة للضوء وقوة الضوء وحالة التكيف للعين ، وكلما كانت الاضاءة مستمرة كلما كان المدى أقل ويتوقف عندما يتوقف التنبيه (دتيير ١٩٦٣) . وقد أمكن تسجيل التغييرات التى تحدث فى خلية عصبية فى المخ والفص البصرى حيث تستجيب بدرجات مختلفة بتغيير الاضاءة على العيون .

وعلى سبيل المثال تطلق بعض الوحدات حرارة بإستمرار عند التردد المنخفض فى الظلام . ولكن تثبط عند تعرض العيون للضوء ويكون لها تردد عالى يتوقف عندما يشعل الضوء أو يطفأ وتوجد أخرى ساكنة فى الظلام وتتوقف عندما يكون الضوء موجوداً ، يتبعه انتقال فى الاضاءة المستمرة .

سجل Horridge et al (١٩٦٥) عشرين نمطاً مختلفاً من الوحدات وهذه فقط تمثل الوحدات الأكبر والأقل من العادى فى الفص البصرى والمخ . وهذا يمثل مرتبه ثانية من أجسام الخلايا العصبية ويوجد أغلبها فى الكتلة النخاعية الخارجية . وبعض التأثيرات فى وحدات بصرية معينة تكون نتيجة للتثبيط بأخرى . وعلى سبيل ا لمثال فتأثير الإنارة الذى ينتج فى عين واحدة ربما يثبط كلية أو جزئيا بواسطة تأثير الإنارة أو الإظلام من العيون الجانبية . وعلاوة على ذلك فإن التخلص من بعض الوحدات البصرية عند التغيير من الضوء إلى الظلام أو العكس لا يرجع إلى فصل توصيل التنبيه ولكن يرجع إلى تثبيط الوحدات الأخرى (Blest & Collett , 1965) . بعض الألياف تمر من الفص البصرى مباشرة إلى الحبل العصبى البطنى والبعض الآخر يذهب إلى المخ وقد يحدث تكامل بينها .

جميع الوحدات التى أختبرت فى المخ الأمامى للجراد استجابت للتغيرات فى التنبيه البصرى .

١٦ ــ ١ــ ٣ حدة (شدة) الأبصار

التجارب التي أجريت لدراسة السلوك في الحشرات أوضحت أن عين الحشرة لها القدرة على تمييز شيئين بفاصل بينهما حوالي واحد درجة . أما إذا كانا أقرب لبعضهما من ذلك فيصعب تمييزهما عن بعضهما . وأقل درجة للتمييز بين الأشياء تسمى أقل زاوية رؤية . وأقل زاوية رؤية تعتبر مقياس لحدة الأبصار وهي عبارة عن مقدرة العين على فصل شيئين ملتصقين ببعضهما وتحسب قدرة العدسة على تحليل الضوء (resolving power) بالمعادلة التالية

$$\theta = 1.22 \frac{\lambda}{d}$$

θ = أقل زاوية تفصل بين الأشياء تمييزها

λ = طول الموجة الضوئية

d = قطر الفتحة

وعين الجراد أكثر حساسية للضوء الذى طول موجاته ٥٠٠ ملليميكرون وقطر العدسة حوالى ٣٢ ميكرون على أساس أن A = ١٫٠٩ حتى باستعمال الأشعة فوق البنفسجية λ = ٣٤٠ ملليميكرون ، θ = ١٫٧٤ وهذه تجعل من الممكن افتراض أنه على الأرض الطبيعية ، لا يمكن للجهاز العدسى للعين تمييز الأشياء بزاوية أقل من واحد درجة .

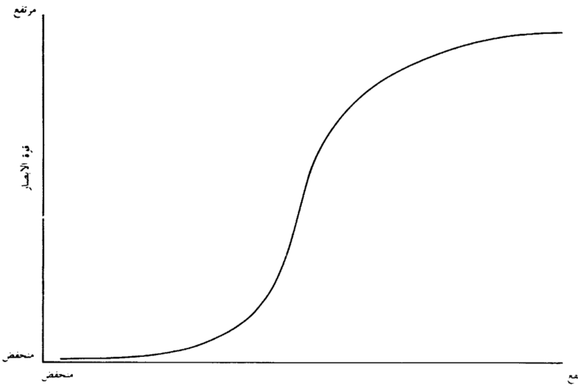
بحصر الأعصاب الخارجة من العين إلى العقدة البصرية أو إلى الحبل العصبى يتضح أن كل من الجراد وذبابة Calliphora لها القدرة على تمييز الأشياء بزاوية فصل بينهما ٠٫٣ درجة فقط ، على الرغم من أن الحشرات لا تستجيب فى سلوكها لمثل هذا الفصل . ويمكن الافتراض أن هذه القابلية قد تكون نتيجة لتكوين الصور المنكسرة ، وهذه تتكون بواسطة مجموعة من الوحدات البصرية تعمل معاً . وعلى ذلك فيكون القطر الفعال (d) للعدسة أكبر . وهذه لها تأثير على تقليل عامل الـ A ، وأقل زاوية فصل (فى الجراد) هى ٠٫٥ درجة للصورة الثانية ، ٠٫٣٥ درجة للصورة الثالثة (بيرت وكاتون ١٩٦٢) . والتثبيط الجانبى قد يزيد التحليل الضوئى لعين الحشرة .

وحدة الابصار تكون أقل جودة فى شدة الضوء المنخفضة (شكل ١٦ ــ ٣) وربما يرجع ذلك لخلايا الشبكية للوحدات البصرية التى تعمل معاً كوحدات ، وعلى ذلك فالحساسية تتحسن ، وهى تعتمد كذلك على مقدرة الحشرة على التمييز بين الضوء من كثافات مختلفة .

١٦ ــ ١ ــ ٤ الحساسية

تعتمد حساسية العين على صفات الابصار وعلى الاتصالات العصبية خلف العين ومدى تكيف العين على ظروف الضوء السائدة . ولإنتاج استجابة من العين لابد أن يمتص قدر كافى من الضوء بواسطة الصبغات البصرية لكى تولد شرارة (شدة تيار) فى الألياف العصبية خلف الشبكة .

بالنسبة للومضات لفترات قصيرة حتى ٠٫٠٨ ثانية فإن التأثير الضوئى الكيماوى (Photochemical) للضوء يتناسب مع الطاقة الكلية (إلى كثافتها ومدتها) ولكن التعرض للمدة الطويلة من الضوء يجعل كثافة (شدة)

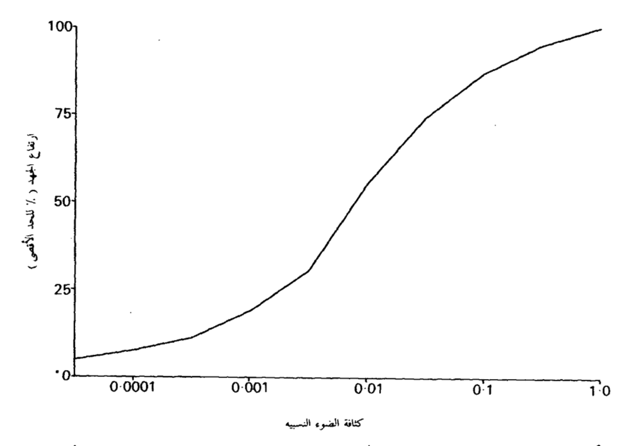


شكل (١٦ ــ٣٠) : العلاقة بين حدة الابصار للعين فى النحل وكثافة الضوء (عن دتير ١٩٦٣) .

الضوء هى المهمة . وعلى ذلك جهد الإنارة فى خلية الشبكية مع الكثافة (شكل ١٦ ــ ٤) (من الواضح أن تلك الموجات الضوئية التى تمتص هى التى يكون لها التأثير وغالبية الحشرات تستجيب إلى مدى يمتد من الأشعة فوق البنفسجية (٣٠٠ ــ ٤٠٠ ميكرون) حتى الحد الأقصى وهو ٦٠٠ ــ ٦٥٠ ميكرون . ولكن بعض أبو دقيقات وذبابة النار من جنس *Photinus* لها حد أعلى حوالى ٦٩٠ ميكرون ولكن حساسية تلك الأنواع عند نهاية الأشعة فوق البنفسجية لم تختبر بعد .

والحساسية ليست متماثلة على طول هذا المدى من أطوال الموجات ، وإذا كانت شدة (كثافة) أطوال الموجات ثابتة فإن بعض الموجات عندئذ تظهر أكثر إبهارا للحشرة من غيرها ، وأغلب الحشرات لها زوج من المستويات العليا (peaks) من الحساسية واحدة قريبة من الأشعة فوق البنفسجية على حوالى ٣٥٠ ملليميكرون والثانية فى (أزرق ــ أخضر) على حوالى ٥٠٠ ملليميكرون ، على الرغم من أن هذه القمم تكون متسعة عندما تكون شدة الاضاءة مرتفعة . وتعكس الحساسية لأطوال الموجات المختلفة طريقة (سلوك) صبغات الابصار لامتصاص تلك الموجات .

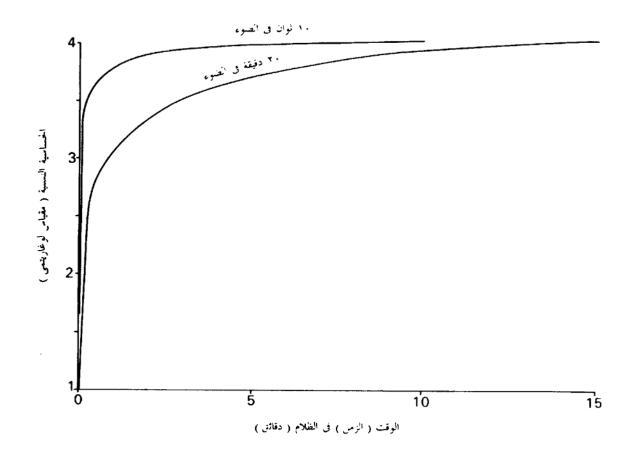
ومن ناحية أخرى فإن الخلايا الضوئية فى ذبابة *Calliphora* لها قمة ثالثة من الحساسية على ٦١٦ ملليميكرون ، التى ربما تعزى الى صبغات الساتر (شاشة) وهذه لا تمتص الضوء ذو الموجات القصيرة وعلى ذلك فالضوء الأحمر يميل للحركة بانحراف (ميل) داخل العين .



شكل (١٦ ــ ٤) : العلاقة بين كثافة (شدة) الضوء الأبيض وارتفاع قمة الجهد بين الخلوى حالة الإثارة فى شكل ١٦ ــ ٢ أ

التأقلم (التكيف) Adaptation : تختلف حساسية العين وذلك حسب الظروف التى كانت فيها الحشرة أى إذا ما كانت الحشرة فى الضوء أو فى الظلام . ولكن بعد فترة من التعرض للضوء يمكن القول أن العين أصبحت متأقلمة على الضوء وبالتالى تكون أقل حساسية . وفى الظلام تصبح العين أكثر حساسية إذا ما أصبحت من النوع الذى تأقلم على الظلام حتى تصل إلى الحد الأقصى من الحساسية . وفى النحل تزيد الحساسية ١٠٠٠ مرة فى العشرين دقيقة الأولى فى الظلام ، وأغلب هذه الزيادة تحدث فى الدقيقة الأولى (شكل ١٧ ــ ٥) ، ولكن كلما كان التعريض لفترة أطول من الضوء فإن الحشرة تأخذ مدة أطول لكى تتكيف على الظلام . والحشرة التى تكون متأقلمة على الظلام تكون أكثر حساسية للضوء الضعيف من الحشرات التى تكون متأقلمة على الضوء . وقد تتحكم فى هذا التأقلم عدة عوامل منها توفر صبغات الابصار ، والتغيرات السيتولوجية فى العين ، وتحرك صبغات الساتر (الشاشة) كما أن التأقلم قد يحدث كذلك مع الجهاز العصبى .

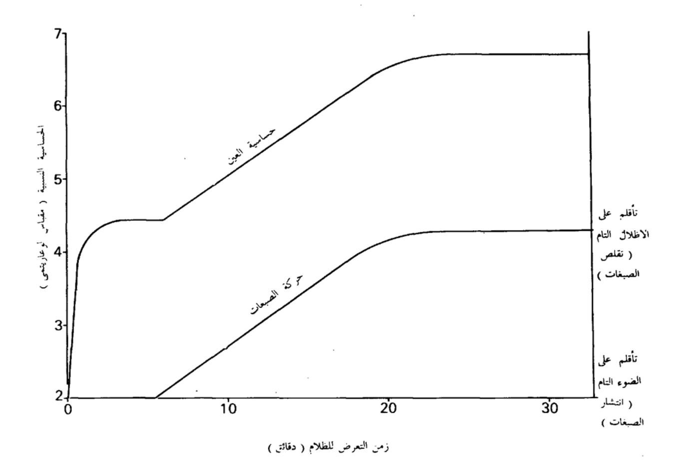
وتتكسر صبغات الابصار فى ضوء النهار بنفس سرعة تكوينها وأسرع . وعلى ذلك فبعد فترة من وجود الحشرة فى الضوء فإنها تحتاج إلى زيادة فى قوة التنبيه للحصول على حد معين من الاستجابة : وتصبح الحشرة متأقلمة على الضوء ، والظلام . ومن جهة أخرى ، تزيد الحساسية كلما زادت كثافة صبغات الأبصار وتصبح الحشرة متأقلمة على الظلام .



شكل (١٦ ــ ٥): **تأقلم العين على الظلام عن فترات مختلفة من التأقلم على الضوء فى النحل (بعد جولد سميث ١٩٦٤) .**

وبالاضافة الى ذلك فإن التغييرات السيتولوجية تحدث فى عين الجراد عندما تتعرض للضوء حيث تؤثر على حساسيتها الأبصار لعين تأقلمت على الضوء تكون محاطة بسيتوبلازم غنى بالأجسام السجية (الميتوكوندريا) . وهذه لها معامل أنكسار مثل عصا الأبصار تماماً . وعلى ذلك يمر الضوء بحرية من هذه الأخيرة ويفقد .

وبعد التكيف على الظلام فإن عصا الأبصار تحاط بفجوة من الشبكة الاندوبلازمية مكونه طبقة من القضبان (Palisade) التى لها معامل انكسار أقل من عصا الأبصار ، ونتيجة لذلك فأى انعكاس داخلى للضوء يحدث من عصا الأبصار ، وبالتالى يرجع أغلب الضوء وتزيد حساسية العين (هوردج وبرنارد ١٩٦٥) . ويتحكم فى تأقلم العيون المتراكبة حركة صبغات الساتر (الشاشة) بين العيونيات . وعلى ذلك فالتأقلم على الظلام يتم على مرحلتين . أولاً وضعها فى الظلام تحدث زيادة سريعة فى الحساسية راجعة إلى تجمع الصبغات البصرية ثم تبدأ مؤخراً زيادة بطيئة فى الحساسية عندما تتحرك صبغات الساتر إلى الوضع الخاص بالتأقلم على الظلام (شكل ١٦ ــ ٦) .



شكل (١٦ ــ ٦) : تأقلم العين على الظلام لحشرة ***Cerapteryx*** **(حرشفية الأجنحة) توضح الزيادة فى الحساسية نتيجة لتراكم صبغات الابصار وزيادة تالية نتيجة لهجرة صبغات الساتر فى وضع التأقلم على الظلام (جولد سميث ١٩٦٤) .**

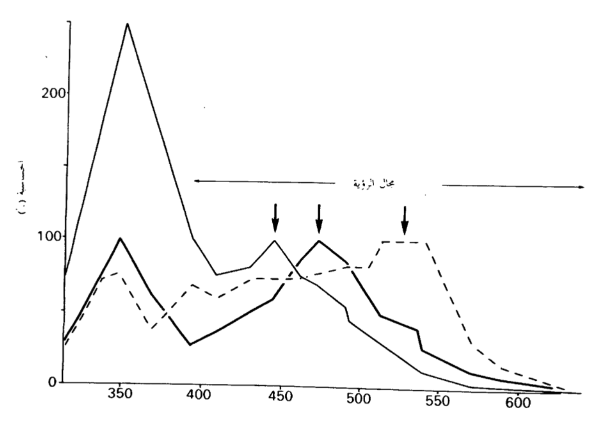
وفى أغلب الفراشات الليلية (geometrids noctuids) توجد حركة منتظمة لصبغات العين . مثلاً عين فراشة دودة التفاح Codling moth تبدأ فى التأقلم على الضوء بعد نصف ساعة قبل شروق الشمس وتتأقلم على الظلام قبل غروب الشمس مباشرة وتحتاج العملية إلى نحو ساعة لتكتمل . ويستمر هذا النظام إذا بقيت الحشرة فى إظلام تام وربما يكون جزء من نظام النشاط ولم تعرف بعد العوامل التى تتحكم فى حركة الصبغات . ولا يبدو أن يكون السبب هرمونى ولكن ربما تدخل فى ذلك ميكانيكية عصبيه (دمبى ١٩٤١) .

يوجد كذلك نظام للحساسية فى عين البقة المائية *Dytiscus* ولكن كذلك لا يرجع كلية لحركة الصبغات والعين المتأقلمة على الليل حساسة ألف مرة من العين المتأقلمة على النهار على الرغم من أن توزيع الصبغات متشابه ونفس الشىء بالنسبة للعين المتأقلمة على النهار فهى أكثر حساسية من المتأقلمة على الليل .

١٦ ــ ١ ــ ٥ تمييز طول الموجة الضوئية

إن امتلاك حساسيات مختلفة للأطوال المختلفة من الموجات لا يدل على المقدرة على التمييز بين أطوال الموجات . ولكن إذا امتلكت حشرة اثنين أو أكثر من الصبغات البصرية بحساسيات مختلفة ، وبالتالى يمكنها تمييز طول الموجة وهذا هو رؤية الألوان (بركاردت ١٩٦٤) . ولذبابة *Calliphora* ثلاث صبغات تعتبر جزء من القمة فى وجود أشعة فوق البنفسجية (ويكون لها قمم حساسة عند ٤٧٠ ، ٤٩٠ ، ٥٢١ ملليميكرون على التوالى) (شكل ١٦ ــ ٧) . وعلى ذلك يعتبر هذا هو الأساس لرؤية الألوان . وأوضحت دراسة السلوك أن رؤية الألوان تحدث فى بعض غشائية وثنائية وغمدية وحرشفية وشبكية ومختلفة ومتشابهة ومستقيمة الأجنحة .

ويمكن للنحل التمييز بين ستة أنماط من الألوان : الأصفر ، أزرق – أخضر ، بنفسجى ، فوق البنفسجى وقرمزى ولا يكون التمييز بدرجة جيدة فى هذا المجال ولكن يكون أحسن فى المدى أزرق – أخضر ، بنفسجى وقرمزى . ولكن هذا الموضوع لم يستوف دراسة على الحشرات الأخرى ولكن عموماً فإنه يميل إلى تميز الأزرق والأصفر كألوان بينما لا يكون كذلك بالنسبة للأحمر .

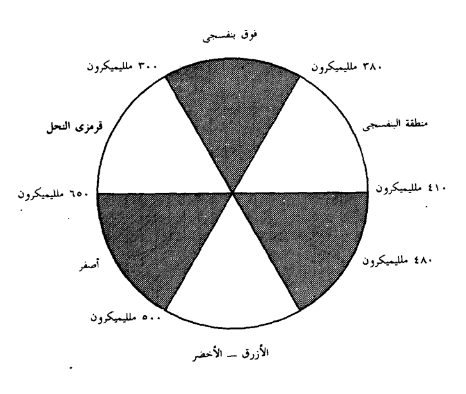


شكل (١٦ ــ ٧) : مجال الحساسية لثلاث خلايا من العين فى ذبابة *Calliphora* . من المعتقد أن الاختلافات تعكس وجود ثلاثة أنواع من الصبغات الحساسة للضوء . الأسهم تحدد مكان قمم الحساسية فى الجزء المرئى للانسان . ووضعت الحساسية فى صورة نسبة مئوية للحد الأقصى من مجال الرؤية (عن بيركاردت ١٦٦٢)

الألوان التى يميزها النحل يمكن وضعها فى أزواج من الألوان المكملة لتعطى الأبيض أو الضوء عديم اللون بالنسبة للنحل (شكل ١٦ — ٨) ويبدو أن نظرية ثلاثى الألوان Trichromatic theory قائمة بالنسبة للنحل وظهور الاحساس بأى لون يظهر كذلك بأى مخلوط مناسب من الألوان الأساسية وهى فى تلك الحالة فوق البنفسجى والأزرق والأصفر .

وبعض الأجزاء فى العين فقط يمكنها تمييز الألوان وعلى ذلك فى ذبابة ***Calliphora*** يكون للوحدات البصرية فى المنطقة البطنية القدرة على تمييز الألوان بينما التى فى المنطقة الظهرية لا يمكنها ذلك . والعكس صحيح فى حشرة ***Notonecta*** . وقد وجد أساس للتمييز اللونى فى ذبابة ***Calliphora*** حيث وجد أن صبغات الأبصار تتحدد مع خلايا أخرى بنسبة واحد (من الحد الأقصى من الحساسية للون الأزرق) : خمسة (من الحد الأقصى للحساسية للون الأخضر) : واحدا (بالنسبة للحد الأقصى للحساسية للأصفر المخضر) . وهذا يجعل من المحتمل أن كل وحدة بصرية ربما يكون لها خلية شبكية واحدة حساسة للأزرق ، خمسة حساسة للأخضر ، واحدة حساسة للأصفر المخضر ، وبالتالى يختلف الناتج من كل خلية حسب طول الموجة الضوئية التى تنبهها .

والجهاز العصبى المركزى يمكنه التمييز بين أنماط التنبيه المحيطى الواصل له من العين . وهذا النظام يفترض أن كل خلية شبكية تعمل مستقلة عن الأخرى .



شكل (١٦ — ٨) : دائرة الألوان توضح الألوان التى يميزها النحل المناطق المخططة هى الألوان الأساسية (من بير كاردت ١٩٦٤) .

تمييز مستوى الاهتزاز (التذبذب)

تتذبذب موجات الضوء فى مستواها على الزاوية الصحيحة إلى الاتجاه الذى ترغب الحشرة فى الطيران نحوه ويكون هذا المستوى من التذبذب موزعاً على ٣٦٠ درجة بالتساوى حول اتجاه الطيران أو على ارتفاع مستوى التذبذبات الذى قد يحدث فى مستوى معين مثل الضوء المستقطب . وإذا كانت الذبذبات على مستوى واحد فإن الضوء على مستوى واحد يكون مستقطبا .

وبعض الحشرات (كثير من غشائية الأجنحة والدروسوفيلا وذبابة اللحم) معروفة باستجابتها لمستوى الاستقطاب فى الضوء وتطوير استجابتها لها حسب تغيير إتجاه الحركة . فإذا كان مستوى الاستقطاب ترددى (محورى) (فون فش وآخرون ١٩٦٠) فإن الاستجابة تضبط بالعين المركبة ويدخل فى ذلك العوينات الظهرية فقط فى حالة النحل . ولكن فى ذبابة اللحم تلعب العيون البسيطة الظهرية (ocelli) دوراً مساعداً وفى يرقة *Neodiprion* (غشائية الأجنحة) تتركز القوة فى العيون البسيطة الجانبية (ولنحتون ١٩٥٣) . وتختلف مقدرة النحل على تمييز مستوى الاستقطاب حسب طول الموجه . ويصل حده الأقصى بين ٣٠٠ ، ٤٠٠ ملليميكرون بينما لا توجد أى استجابة على موجة أعلى من ٥٠٠ ملليميكرون .

يبدو أن العين تعمل كمحلل للاستقطاب ، ولكن لا يوجد أى دليل على أن انتقال الضوء المستقطب على أى مستوى ينتقل فى جهاز الابصار (العدسات) . وهذا يدل على أن خلايا الشبكية قادرة على أن تشعر بمستوى الاستقطاب .

وبعض الدراسات على الجهد بين الخلوى أعطت مؤشراً على أن الضوء المستقطب يعتبر منبه فعال عن الضوء غير المستقطب وأن خلايا الشبكية حصلت على أقصى حساسية على مستويات مختلفة ، والميكانيكية المقترحة التى أعطت هذا التمييز تعتمد على التوجيهات المختلفة للقنوات الشعرية للعصيات البصرية فى خلايا الشبكية الملاصقة . وتميل الجزيئات العضوية لامتصاص الضوء المستقطب فى مستوى متوازى مع المحور الطولى . ومن المعتقد أن جزئيات الصبغات البصرية يمكن أن توجه لحد ما مع محاورها على امتداد القنوات الشعرية للعصيات البصرية ، وعلى ذلك يمكنها إمتصاص الضوء بحده الأقصى على مستوى مواز للقنيات الشعرية وهذه الميكانيكية مازالت فى وضع الافتراض وتوجد لها بعض الأدلة المعارضة (دتيير ١٩٦٣ ، جولد سميث ١٩٦٤) .

١٦ ــ ٢ الاستجابة للإبصار Visual responses

١٦ ــ ٢ ــ ١ حركة التوجيه

يقصد بـ Taxes حركة التوجيه لمصدر التنبيه الذى يكون إما ضوء أو أى منبه آخر (جاندر ١٩٦٣ ، كارنى ١٩٥٨ ، فرانكل وجن ١٩٤٠) ويكون التوجيه دائما مصحوباً بالحركة وعلى ذلك ربما يتحرك نحو المصدر أو بعيداً عنه .

وكثير من الحشرات مثل الجراد توجه نحو مصدر من الضوء (موجبة الاستجابة للضوء **Postive phototaxis** وعلى ذلك إذا مشت تحركت نحو الضوء ، والحشرات الأخرى مثل يرقات الذبابة الزرقاء تتجه وتتحرك بعيداً عن مصدر الضوء وتسمى (سالبة الاستجابة للضوء **negative phototaxis**) . وهذا التوجيه الاساسى يعتمد على

الميل للحصول على تنبيه متماثل للعينين ، على الرغم من أن بعض الحشرات تظل قادرة على التوجه بعين واحدة . وقد تكون حركة التوجيه العادية مصحوبة ببعض التعديلات بعوامل أخرى ، فمثلًا يكون النحل سالب الاستجابة للضوء على درجة حرارة أقل من ١٦° م بينما فى درجات الحرارة الأعلى تظهر استجابة موجبة للضوء . وتجعل شدة الضوء العالية الاستجابة كذلك سالبة . وغالباً ما تكون هذه التغييرات مرتبطة مع بيولوجية الحشرة وربما قد تعتمد على الظروف الفسيولوجية وتستجيب حشرة *Ips* (غمدية الأجنحة) للضوء استجابة موجبة عند بدء الطيران وسالبة عندما تبدأ التغذية .

وفى الظروف الطبيعية يحدث تداخل بين العوامل المختلفة وقد يكون نتيجته أن لا تحدث تلك الاستجابة البسيطة للضوء . ولكن ربما يحدث التوجه للأشياء الداكنة الموجودة فى وسط مضىء ، هذه ربما تميز على أنها توجه للأشياء الصلبة skototaxes التى تحدث أحياناً . وتتم هذه بالتحرك نحو الأشياء الصلبة مثل نبات الغذاء .

وحركة التوجه ذات الأهمية هى التفاعل مع الضوء الظهرى ، والميل لتوجيه الرأس ، ولذلك تعرض العوينات الظهرية بالتساوى للضوء . ويلعب هذا التفاعل دورا مهما فى استمرار الثبات فى عملية الحركة أثناء الطيران . لا تستجيب حشرة *Notonecta* (التى عادة ما تعوم على ظهرها) للضوء من سطحها البطنى .

وتتحرك بعض الحشرات عند توجهها بزاوية ثابتة لمصدر الضوء وعلى ذلك فإن أعضاء الحس للجانبين لا تتأثر بنفس الدرجة . إذا حُرك مصدر الضوء فإن الحشرة تغير مسارها وبالتالى تكون زاوية الحركة ثابته بالنسبة لمصدر الضوء ، وتسمى هذه بالتحرك القمرى (menotaxis) وهذه الحالة توجد فى النحل ويرقات *Aglois urticae* (حرشفية الأجنحة) .

ويكون التحرك القمرى هو الأساس للتحرك النجمى astrotaxis التى يكون التوجيه فيها لمصدر الضوء (عادة فى هذه الحالة هو الشمس) الذى يتغير مع حركة الشمس . نتيجة لذلك فإن الحشرة تحتفظ بالاتجاه الثابت نحو الشمس . والتوجه فى هذا النمط يكون نتيجة للتعليم . فالنحل مثلًا يحتاج أن يقوم بعدة رحلات لجمع حبوب اللقاح والرحيق قبل أن يتعلم توجيه نفسه بدقة .

التوجيه النجمى *asterotaxis* مهم بالنسبة للحشرات الاجتماعية من رتبة غشائية الأجنحة لكى تجد طريقها فى العودة للعش وفى الحشرات (مثلا خنفساء *Melolontha* غمدية الأجنحة) التى ليس لها عش . ربما تحتاج لعملية توجيه نجمى Astrotaxis لجعل أفراد تلك الحشرات فى حالة ثابتة فى حركتها .

١٦ ــ ٢ ــ ٢ الحركة التنبيهية

عملية التفاعل الحركى الموجه ولكن فيها سرعة الحركة ومعدل الدوران ترتبط بقوة المنبه وتسمى هذه الحركة التنبيهية . فالجراد مثلاً يكون أكثر نشاطاً فى الضوء عنه فى الظلام والصرصور يكون أكثر نشاطاً فى الظلام (شكل ٤٨٦) . وفى الظروف الطبيعية دائماً ما يكون التغيير فى شدة الضوء مصحوباً بتغير فى الحرارة . والحرارة غالباً ما يكون لها دور مهم ، ولكن حركة التوجيه الضوئى قد تحدث . على سبيل المثال حيث يبدأ الجراد فى الحركة على الحشائش مباشرة بعد حصوله على الضوء ، ولكن قبل شروق الشمس . وبالتالى فليس هناك زيادة فى درجة الحرارة وهذه الحركة هى غالباً توجيه ضوئى photokinases التى يبدأ بها ، على الرغم من أن تأثير الحرارة يلغيها حالًا (شابمان ١٩٥٩ ب) .

١٦ ــ ٢ ــ ٣ التفاعل الحركى البصرى

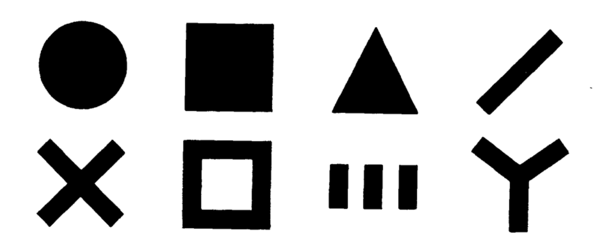
هذا النوع من الاستجابة هو عبارة عن استجابة سلوكية إلى نمط من التنبيه يتحرك على العين . وفى العمل التجريبى عادة هو عبارة عن أشرطة عمودية (رأسية) والاستجابة فى حركة دوران تميل إلى جعل الصورة فى العين ثابتة قدر الامكان وفى الحقل تأتى الاستجابة بالحركة الظاهرة للأشكال الطبيعية كلما تحركت الحشرة . وحركة الصور عبر العين من الخلف للأمام يعطى مؤشراً للحشرة أنها تتحرك للخلف ولكن عندما تكون حركة الصورة من الأمام للخلف تدل على أن الحركة للأمام والحشرات الطائرة تفضل أن تمر الصور على العين من الأمام للخلف على السرعة المعتدلة (المتوسطة) . عادة إذا كانت الحشرة طائرة فى هدوء (أسفل الريح) **down wind** فإن هذه الحركة تزيد وبالتالى تدور وتطير فى اتجاه الريح . ويظل الاتجاه فى عكس اتجاه الريح مستمراً مادامت الحشرة قادرة على أن تطير فى عكس الريح . وإذا كانت الريح قوية والحشرة محمولة للخلف كما ذكر بالحركة للأمام للصور فى العين فإنها تتوقف عن الطيران (كنيدى ١٩٥١) . حيث أن التوجية فى الاعتبار يحدث تفاعل بصرى حركى *Optomotar* على الرغم من أنه قد يكون هناك منبه آخر غير التنبيه البصرى . بعض الحشرات المائية (**streem - dwelling**) تأخذ مكانها فى التيار بالاستجابة للحركة البصرية (**optomotor**) . تتجه خنفساء ***Notonecta*** مثلاً فى عكس اتجاه التيار وتعوم بقوة إذا ما مال التيار بحرفها . وعلى ذلك فهى تميل لجعل حقل الرؤية ثابتا وبالتالى تثبت موقعها .

١٦ ــ ٢ ــ ٤ تمييز الشكل

للحشرات القدرة على الفصل بين الأشكال إذا ما كانت درجة الفصل بينها . درجة أو درجتين ، ويتبع ذلك أن الأشكال الأكبر تكون مرئية لأغلب الحشرات ويتأثر الجراد بالأشرطة السوداء على أرضية بيضاء حيث تنجذب لحافة الأشرطة التى يلتقى فيها الأسود مع الأبيض والأشرطة الرأسية كانت مفضلة عن الحواف المستديرة أو المتموجة ، والأشكال الطويلة عن القصيرة . إذا لم توجد الأشرطة الرأسية فيكون الشكل المعقد أفضل (والس ١٩٥٨) . ومثل هذا السلوك قد يكون للجراد فى بحثه عن الطعام . والرغبة فى البحث عن الأشرطة الرأسية تكون مفضلة عند الحشرات آكلة العشب .

ويستجيب النحل للأشكال ويمكن تدريبه على الذهاب لأى علامة ولا يمكن تمييز الأشكال الصلبة المختلفة الصور من بعضها وكذلك الأشكال الغير مستوية . ولكن النحل يمكنه التمييز بين الأشكال الصلبة والغير منتظمة (شكل ١٦ ــ ٩) .

يوضح الشكل التمييز بين الأشكال الغير منتظمة التى لم يألفها بالتمرين ، وعدد الزيارات التى قام بها النحل لشكل معين يتناسب مع طول محيطه مفترضاً أن الاختيار يعتمد على معدل التغير فى تنبيه الشبكية كلما تحرك النحل بناء على تأثير التأرجح الذى يعطيه الشكل للعين . كما ينجذب النحل للزهور إذا ما كانت الزهرة تتحرك ببطء .



شكل (١٦ ــ ٩) : نماذج مختلفة استخدمت فى التجارب على تمييز الأشكال فى الصف العلوى لم يميزها النحل فى بعضها ولكن أمكن تمييزها عن الأخرى التى فى الصف الثانى (ويجلسورث ١٩٦٥) .

وعلى الأقل يجب أن يكون لبعض الحشرات ، (خاصة الحشرات المفترسة) قدرة أحسن على الرؤية فمثلا الدبور من جنس *Sceliphron* المفترس للعنكبوت يجب أن يميز العنكبوت من مسافة كافية بالرغم من أن الشم هو كذلك مهم للمسافات القريبة . ودبور *Philanthus* (غشائية الأجنحة) يميز العلامات الأرضية مثل مخاريط الصنوبر المجاورة لعشه . وإزالة مثل هذه العلامات يجعل من الصعب عليها أن تجد العش ، تمييز تلك العلامات الأرضية يجب أن يكون الابصار على درجة عالية من التقدم .

١٦ ــ ٢ ــ ٥ تمييز الحركة

يبدو أن عين الحشرة متأقلمة بدرجة أكبر على تمييز الحركة أكثر من تمييزها للشكل (بيرت وكاثون ١٩٦٢ أ) ونظام الوحدات الصغيرة سواء كانت العوينات أو العصيات البصرية التى جعلتها العين المركبة تميز التغير فى التنبيه الناتج من التحركات البسيطة للشكل أو العين . مثلاً النحل يستجيب للأزهار المتحركة أكثر من الثابتة . ويرقات الرعاش تستجيب أو تتأثر بالفريسة المتحركة ، أما إذا كان يرفرف بسرعة فربما تصعب ملاحظة حركته لأن وحدات الحس تحتاج لبعض الوقت الذى يفصل بين التنبيه الأول والتالى له . وتنبيه العين بتنبيه مستمر يسمى بتأثير الرفرفة . وأعلى رقم من التنبيهات المنفصلة التى يمكن للعين تمييزها فى وحدة الزمن يسمى الحد الحرج للرفرفة Flicker threshold . ويختلف الحد الحرج للرفرفة حسب نوع العين . ففى العيون البطيئة يقع هذا الحد بين ٢٠/ ثانية فى حشرة *Tachycines* (مستقيمة الأجنحة) و ٦٠/ ثانية فى يرقات *Aeschna* . بينما فى الأعين السريعة فى النحل وذبابة Calliphora يصل إلى ٣٠٠/ ثانية ، وتختلف القيمة مع شدة الاضاءة . ويتناسب الحد الحرج للرفرفة العالى مع الحشرات السريعة الطيران حيث يسهل عملية تمييز أشكال التضاريس الأرضية التى تمر بسرعة أسفل الحشرة .

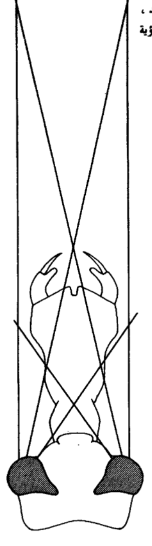
١٦ ــ ٢ ــ ٦ إستشعار المسافة

يمكن لأغلب الحشرات أن تحكم على المسافات بدقة وهذه الصفة ضرورية خاصة للحشرات المفترسة وكذلك النطاطات القافزة . ولابد وأنها تكون مهمة كذلك يغلب الحشرات لكى تتحاشى أى عائق فى الهواء . وكذلك عند الهبوط . وتعتمد مقدرة الحشرة على إستشعار المسافة على الرؤية المزدوجة للعينين وأساساً على التنبيه المستمر للعوينات فى كلا العينين (شكل ١٦ ــ ١٠ وارجع إلى مثيل استيث ١٩٦٢) وتفقد قوة الابصار إذا ما تلفت إحدى العينين . والأخطاء الممكن ظهورها فى تقدير المسافة ترجع إلى زاوية الوحدة البصرية . ولذا كان هذا مهما فى دقة التقدير . (شكل ويوضح الخطأ فى التقدير الذى يظهر إذا كانت الوحدة البصرية بزاوية ٢ درجة ، والزاوية الأكبر تعطى خطأ أكبر) . ربما قد يكون مرتبطا بهذه الحقيقة أن يرقة الرعاش تملك عوينات أصغر فى وسط العين ، وهذه العوينات هى المستعملة فى تقدير المسافة بينها وبين الفريسة ، وقد يكون الخطأ أكبر إذا كانت المسافة بين الحشرة والفريسة أطول بالنسبة للمسافة بين العيون (شكل ١٦ ــ ١١) . وفى أغلب الحشرات آكلة اللحوم اللحوم التى تصطاد بالرؤية مثل فرس النبى والرعاش Zygoptera فإن العيون تكون واسعة وربما يكون الميل لتقليل الخطأ الذى يحدث .

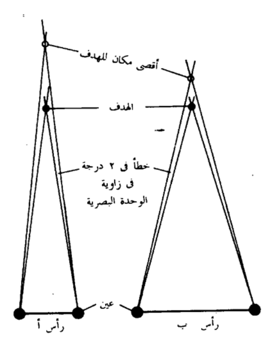
الحشرات التى تقفز مثل النطاطات تحتاج لتقدير المسافة بالدقة المطلوبة للحركة عندما تبحث عن المسافة المطلوبة . وتكون التحركات بجانب تمايل الجسم بالأرجل والرأس متعامدة ولكن تتحرك خلال قوس يمتد ١٠ درجات أو أكثر على كلا الجانبين من محور الجسم . ومن المقترح أن المسافة فى هذه الحالة تقدر مدى الحركة على الشبكية ، والحركة الكبيرة تدل على أن الشكل قريب من الحشرة بينما الحركة الصغيرة تعنى أنه على مسافة أبعد (دلاس ١٩٥٩) .

١٦ ــ ٢ ــ ٧ رؤية الألوان

اللون هام فى حياة الحشرات التى تحتاج لتمييز الألوان مثل أغلب الحشرات التى تزور الأزهار مثل النحل وحشرة *Eristalis* (ثنائية الأجنحة) . وتلك الحشرات تفضل اللون الأزرق أو الاصفر أو الأحمر وهذا ربما يرجع لسبب أنه فى زهرة الخشخاش تنعكس كمية كبيرة من الضوء فوق البنفسجى منه . ومن الواضح أن غالبية الأزهار فى المناطق المعتدلة التى تحتاج إلى تلقيح بواسطة الحشرات تكون ألوانها أزرق أو أصفر مع البعض القليل من الأحمر . بينما فى المناطق الحارة (الاستوائية) التى تكون فيها الطيور هى الملقحات عادة . فإن الأزهار الحمراء هى الشائعة . وفى نيوزيلندا التى فيها المجموعة الحشرية متفرقة تكون فقيرة فى الزهور الملونه . ويكون اللون كذلك من الأهمية بمكان فى عملية التغذية للحشرات التى تتغذى على الأوراق ، فحشرة *Chrysomela* (غمدية الأجنحة) ويرقات أخرى تنجذب للون الأخضر . واستجابة أو تفاعل الحشرات مع الألوان قد يختلف حسب حالتها الفسيولوجية . مثلًا انثى أبو دقيق الكرنب *Pieris* أظهرت تفضيلًا فى التغذية للون الأزرق ، والقرمزى والأصفر فى الأزهار . ولكن عندما تنضج فإن الألوان المفضلة لديها تصبح الأخضر والأخضر المزرق وهذا راجع لميل تلك الحشرات لوضع البيض على الأوراق فى هذا العمر .



شكل (١٦ ــ ١٠) : رسم تخطيطى لرأس يرقة *Aeschna* مع القناع الشفوى الممتد ، الخطوط المرسومة توضح محاور الأبصار فى العونيات المختارة . موقع الشكل فى مجال الرؤية يقدر من مطابقته مع نقطة تقاطع خطوط محاور معينة (ويجلسورث ١٩٦٥) .



شكل (١٦ – ١١) : رسم تخطيطى لتوضيح كيف أن الرأس الواسعة مع انفصال كبير للعين يصحح تقدير المسافة . إذا ما كانت الزاوية المقترحة للعوينة ٢ درجة ، والهدف الذى ينبه الوحدة البصرية لابد وأن يقع فى مكان بين الدائرة المفتوحة والنقطة السوداء ، وعلى ذلك قد يوجد خطأ واضح فى تقدير المسافة فى (ب) الرأس عريضة مرتين عن الأخرى والخطأ المتوقع قد نقص لحد كبير .

وتلعب رؤية الألوان فى الحشرات دوراً فى سلوك التزاوج وكذلك فى اختيار أرضية الألوان لكى تخفى الحشرات الملونه نفسها من أعدائها .

١٦ ــ ٢ ــ ٨ التفاعل مع الضوء المستقطب

الضوء القادم من السماء الزرقاء يكون مستقطباً ، وتختلف درجة الاستقطاب ومستوى أقصى استقطاب للضوء من المناطق المختلفة من السماء ويرتبط ذلك بوضع الشمس (راجع كارتى ١٩٥٨) ومن الممكن تقدير موقع الشمس حتى عندما تكون مختفية أو محتجبة وذلك من مكونات الضوء المستقطب من بقعة من السماء الزرقاء ولبعض الحشرات القدرة على الاستفادة من هذه المعلومات فى عمل حركة التوجية النجمى astrotaxis . ويكون ذلك مهماً خاصة فى الحشرات الاجتماعية من غشائية الأجنحة عند عودتها لبيوتها ، وتلك معروفة جيداً فى النحل حيث تقوم الشغالات برقصات الاتصال التى قد تكون موجهة بأخذ الشمس فى الاعتبار حتى ولو كانت الشمس محتجبه (ارجع إلى فون فرش ١٩٥٠) . وفى الحشرات الأخرى التى يكون عندها المقدرة على الشعور بالضوء المستقطب الموجود من المحتمل أن يساعدها ذلك فى الحصول على توجية ثابت ومستمر .

الفصل السابع عشر

إحداث الصوت

SOUND PRODUCTCION

١٧ ــ ١ إنتاج الصوت كمحصلة للأنشطة الأخرى

Sounds produced as a by-product of some other activity

تنتج الحشرات كثيرا من الأصوات عند تناولها للطعام أو التنظيف أو التزاوج ولكن ليس هناك دليل بأن أى من تلك الأصوات له فاعلية معينة . وقد يكون للأصوات التى تنتج أثناء الطيران أهمية أكبر .

وتحدث ذبذبة الأجنحة أثناء الطيران موجات تضاغطية وخلخلة فى الهواء وبالتالى تنتج صوتا له نفس تردد ضربات الجناح (سوثافلتا ١٩٦٣) . وكذلك يمكن إضافة مكونات أخرى لتلك الذبذبات الأساسية مثل الاختلاف فى تركيب مناطق الجناح وأهتزاز الصدر وبالتالى يكون الصوت النهائى الناتج معقداً وتردده قد لا يعطى علاقة بسيطة مع تردد ضربات الجناح . فى الحشرات مثل حرشفية الأجنحة التى يكون تردد ذبذبات أجنحتها منخفض جداً (بمعدل ٢٠ ذبذبة / ثانية يكون الصوت الناتج غير مسموع للانسان ولكن الحشرات التى لها ضربات أسرع تنتج صوتاً مسموعاً ومعدل طيران النحل حوالى ٢٥٠ ذبذبة / ثانية وبعوض الكيولكس من ٢٨٠ ــ ٣٥٠ ذبذبة / ثانية ويكون التردد ثابتاً نسبياً لكل نوع . ولكن قد يختلف حسب درجة الحرارة والعمر والجنس .

وعموماً فالأنواع الصغيرة الحجم تكون ضربات الجناح فيها ذات تردد ومعدل طيران أعلى من الأنواع الكبيرة الحجم . والحشرات ذات الجسم الصلب دائماً ما تنتج صوتاً أشد من الحشرات ذات الجسم الغض .

وصوت الطيران للجراد *4Schistocerca* هو صوت معقد بترددات تمتد من ٦٠ ــ ٦٤٠٠ ذبذبة / ثانية على الرغم من أنها تقع بين ٣٢٠٠ و ٥٠٠ ذبذبة / ثانيه وتنتج ضربات بمعدل ١٧ ــ ٢٠ ذبذبة ثانية مرتبطة مع تردد ضربات الجناح وينتج سرب الجراد صوتا بمعدل سرعة واسعة محدثاً صوتاً مدويا (هاسل ١٩٥٧ ب) .

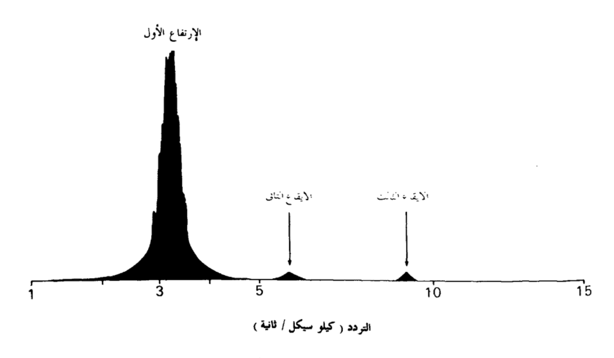
ينتج الصوت كذلك بأجنحة بعض الحشرات عندما تكون فى حالة عدم طيران . ففراشة دودة القز ***Bombyx*** تنتج صوتاً ذو تردد عالى عندما تجمع حبوب اللقاح . وحشرة ***sceliphon*** (غشائية الأجنحة) تعطى نفس الصوت عندما تجمع الطين لكى تبنى عشها . وتتم هذه الأصوات بواسطة سعة اهتزاز بسيطة جداً للأجنحة عند طى الجناح .

١٧ ــ ٢ أصوات تنتج باحتكاك جزء من الجسم بجزء آخر

Sounds produced by the impact of part of the body against the substratum

تنتج حشرات عديدة الأصوات بضرب الأجزاء السفلية بدون أى تحور فيها ، فإناث (Psocoptera) *Clothilla* لها كرة صغيرة على السطح البطني تقرع بها الأرض بخفة . وخنفساء *Xestobium* تحدث صوت طرق بإحناء رأسها لأسفل وتدفعها بقوة فى جدار مخبؤها فى الخشب سبع أو ثمانى مرات فى الثانية . وتلك الأصوات تتم عندما تكون الحشرات ناضجة جنسياً . يقرع النطاط *Oedipoda* الأرض بقصبة الرجل الخلفية بمعدل ١٢ ضربة (فى الذكر) فى الثانية فى حين تقرع الأنثى ببطء عن ذلك .

وبعض النمل الأبيض ينتج صوتاً بضربات شديدة لأجزاء الجسم مع السطح المحيط . وجنود النمل الأبيض *Zootermopsis* تحدث حركات تذبذبية عمودية باستعمال الأرجل الوسطى كنقطة ارتكاز ، وعلى ذلك فالرأس تضرب أعلى وأسفل ضاربة قمة الفكوك العلوية فى الأرض ، وتردد أقل مفى حالة قمة الرأس مع الأرض وغالباً ما يحدث أن تنتج ٢ أو ٣ دقات تتم بالتتابع يعقبها فاصل مدته نصف ثانية قبل تكرار الضربات . والشغالات واليرقات تنتج صوتاً ضعيفاً بضرب دقات رأسها فى السقف فى حركات تذبذبية عمودية . وينتج الصوت كنتيجة لتنبيه خارجى ، خاصة عند تذبذب الأغشية السفلية ، وتؤدى إلى انطلاق حركة تذبذبية وتضرب بالأفراد الأخرى ، وعلى ذلك يمتد هذا السلوك وتزيد سرعته فى المستعمرة والتردد السائد للصوت يكون حوالى ١٠٠٠ ذبذبة / ثانية ، ولكن هذه تختلف لحد ما حسب طبيعية الخشب الذى يعيش عليه النمل (هوز ١٩٦٢ أ) .

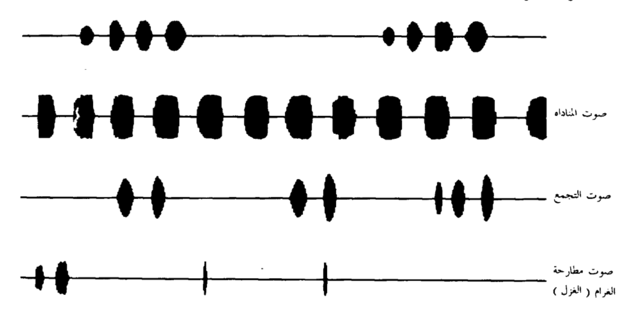


شكل (١٧ ــ ١) : مجال التردد فى صوت *Oecanthus* . لاحظ الفرق فى مقياس الرسم عن شكل (١٧ ــ ٦) (عن ديبور تير ١٩٦٣ ب) .

١٧ ـــ ٣ أصوات تنتج بالاحتكاك

Sounds produced by frictional mchanisms

كثير من الحشرات تحدث أصواتاً بحك جزء خشن من الجسم بجزء آخر . ومن السهل تمييز حك خافة طويلة أو مبرد خشن مع محك آخر . وحركة المحك على جزء من الجسم تجعل الغشاء الذى يرتبط به يتذبذب ، وبالتالى ينتج الصوت وتستخدم رتب كثيرة من الحشرات ميكانيكية الاحتكاك لانتاج الصوت ولكنها موجودة أساساً فى رتب مستقيمة ومختلفة وغمدية الأجنحة .



شكل (١٧ ـــ ٢) : رسم للذبذبات للأصوات المختلفة لصرصور الغيط *Gryllus Compestris* **(عن هاسيل ١٩٦٤)** .

مستقيمة الأجنحة Orthoptera : وفى رتبة مستقيمة الأجنحة توجه طريقتين أساسيتين لاحداث الصرير .

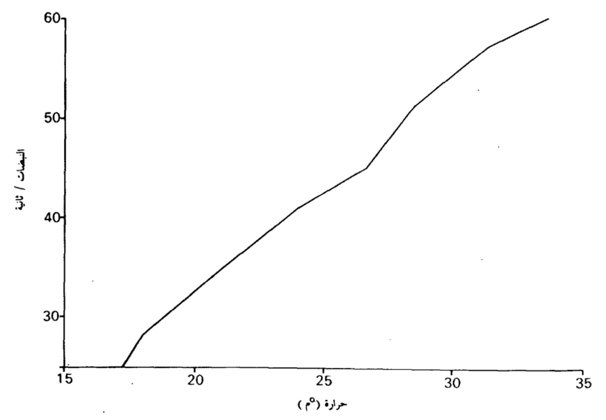
١ ـــ بإستخدام الجناح الأمامى كما فى Tettigonioidea , Grylloidea

٢ ـــ باستخدام الجناح الأمامى مع الفخذ فى Acridoidea

والطرق الاكثر شيوعاً لاحداث الصوت قد أوضحها كيفان (١٩٥٥) .

وفى ذكر الحشرات من جنس *Grylloiclea* يتحور العرق الساعدى Cubital vein فى الجزء السفلى قرب قاعدة الجناح الأمامى إلى صف من الأسنان بينما حافة الجناح المقابل تكون هى المحك ، وبتقابل الجناح الأمامى الأيمن مع الأيسر فإن صف الأسنان فى الجناح الأيمن مع محك الجناح الأيسر يعملان سوياً . ولإحداث الصوت ترتفع الأجنحة عن الجسم بزاوية ١٥ ـــ ٤٠ درجة ، ثم تفتح وتغلق وعلى ذلك فإن المحك يحك صف الاسنان محدثاً ذبذبة فى الجناح التى تنتج عنه الصوت .

وينتج الصوت عن غلق (طى) الأجنحة وليس عن فتحها . كل حكة بين المحك وكل سنة تحدث ذبذبة واحدة فى غشاء الجناح . وعلى ذلك فالغشاءيتذبذب مع هذه الاحتكاكات وبالتالى فتردد الصوت الناتج هو نفسه تردد الاحتكاك للمحك على الأسنان ويكون غشاء الجناح رطبا وتردده الطبيعى لا يدخل فى العملية (بيرس ١٩٤٨ ، ووكر ١٩٦٢ رمركو ١٩٦٣ ب وأنه نتيجة لذلك يكون الصوت الناتج تردده منخفضاً ويكون فى حدود ٢ ـــ ١٠ كيلو سيكل / ثانية حسب نوع الحشرة . ويكون لها نغمة نقية فى التردد الضيق (شكل ١٧ ـــ ١) . وكل عملية قفل للجناح تحدث نبضة من الصوت ، وهذا التردد يقل عند نهاية كل نبضة (دفعة) ، وهذا راجع إلى تردد الحكة وهذه تحدث من الاسنان فى نهاية النسف . ولكل نوع من صراصير الغيط عدد مختلف من الأغانى (الأصوات) تستعمل فى ظروف أو مناسبات مختلفة ، وهذه الأغانى يمكن تمييزها بالثورة التى تحدثها نبضات الصوت وتكرار تردد النبض (شكل ١٧ ـــ ٢) وبالتالى يظل تردد الصوت واحدا تقريباً فى كل الأغانى .



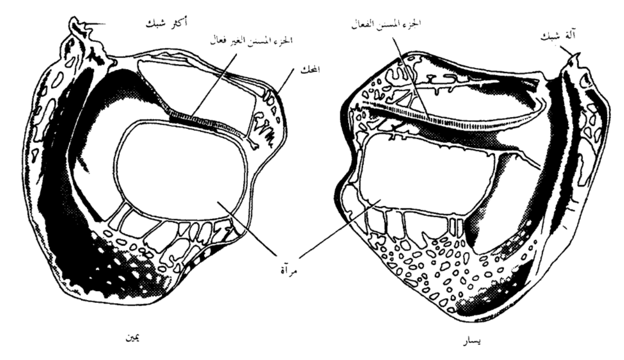
شكل (١٧ ـــ ٣) : العلاقة بين الحرارة ومعدل النبضات فى الصوت فى حشرة Oecanthus .

وتكون الأنواع الأخرى مميزة بتردد أصواتها والتردد التكرارى للنبض . على الرغم من أن كلا هذين العاملين يزيد بارتفاع الحرارة (شكل ١٧ ـــ ٣) فإن الزيادة فى التردد التكرارى للنبض مع الحرارة ربما يعطى منفرداً عن الفتح السريع للجناح ، وعلى ذلك فمن المتوقع حدوث صوت قفل سريع للجناح فى وحدة الزمن كما فى حشرة *Oecanthus* وهذا قد يؤدى إلى خفض فى عدد الأسنان المستخدمة ، وعلى ذلك فإنه يحدث صوت قفل سريع

للجناح كما فى *Gryllus rubens* . وليس لاناث صراصير الغيط جهاز إحداث الصوت ولكن ذكور الأعمار الأخيرة من الحوريات لها هذا الجهاز وربما يمكنها إحداث الصرر .

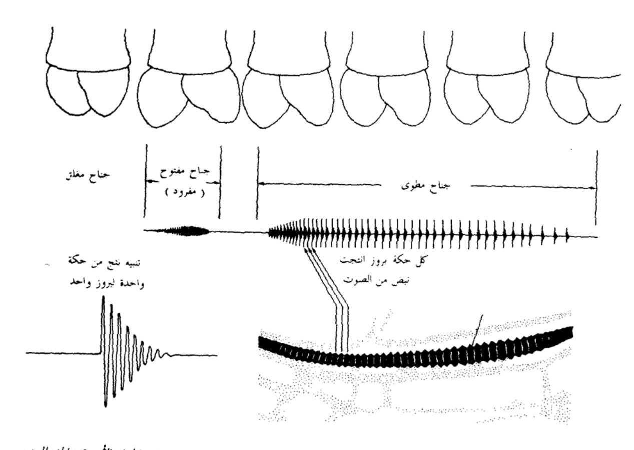
وجهاز الصرير Stidulatory apparatus فى الحشرات التابعه لفوق فصيلة *Tettigonioidea* مشابه لما هو فى صراصير الغيط ، ولكن الجناح الأيسر يتداخل مع الأيمن فى الأجنحة مكتملة النمو ، وصف الأسنان الأيسر والمحك الأيمن فقط .

وفى بعض الأنواع التى يكون فيها الجناح الخلفى غائباً والغمدين قصيرين ومستديرين (شكل ١٧ — ٤) يكون دورها فقط انتاج الصوت ، وسلسلة الاسنان (الجزء المسنن) والمحك تكون موجودة على كل جناح على الرغم من أن الجزء المسنن الأيسر يكون هو الفعال . وبجانب جهاز الصرير الموجود على أحد أو كلا الجناحين توجد منطقة من الجليد الرقيق الشفاف تسمى بالمرآة وهذه قد تحاط بمناطق أخرى من الجليد الرقيق .

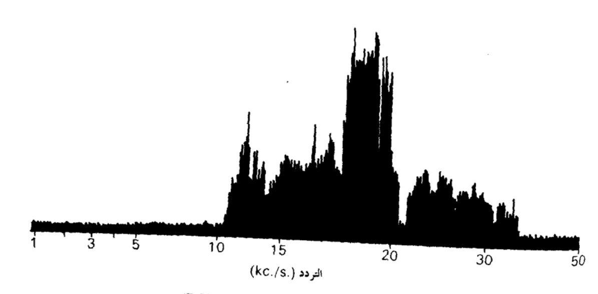


شكل (١٧ — ٤) : الجناح الأمامى فى ذكر *Ephippiger* من الجهة البطنية (دو مورثير ١٩٦٣) .

وتنتج الحشرات من فصيلة *Tettigoniidae* أصواتاً ذات تردد عالى (من ٥ — ١٠٠ كيلو سيكل / ثانية) ، وعند احتكاك كل سنة أو بروز تحدث سلسلة من الموجات الصوتية (شكل ١٧ — ٥) ، وعلى ذلك فإن الطى الكامل للجناح يعطى سلسلة سريعة من النبضات Pulses ، وكل بروز يحتك يسبب اهتزاز الجناح وبالتردد الذاتى يعطى الصوت ذو التردد المطلوب . (شكل ١٧ — ٦) . ويعتقد بأن عدداً من الأجهزة الرنانة يعمل . وربما يكون الصوت الأصلى يولد عملية يدخل فيها الجناح ككل . بينما المرآة والأجزاء المحيطة من الجناح تحدث تأثيراتها الخاصة على الوسط المحيط (بروتون ١٩٦٤) .



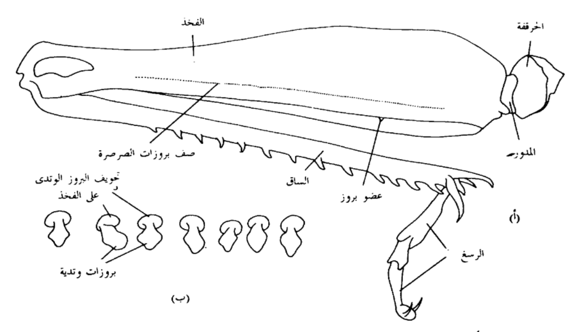
شكل (١٧ ـ ٥) : الصرير في حشرة *Ephippiger* توضح حركات الجناح وعلاقتها بإنتاج الصوت تفاصيل حشرة من الجناح الأيسر تبين الجزء المسنن ورسم ترددات سلسلة الموجات الصوتية (pulse) أنتجتها باحتكاك بروز واحد (سن واحد) .



شكل (١٧ ـ ٦) : مجال التردد لصوت حشرة (Ephippiger)

ولبعض إناث النطاطات Tettigoniids لها جهاز إحداث الصوت أو الصرير ، ولكن هذا يكون أقل تطوراً من مثيله فى الذكور .

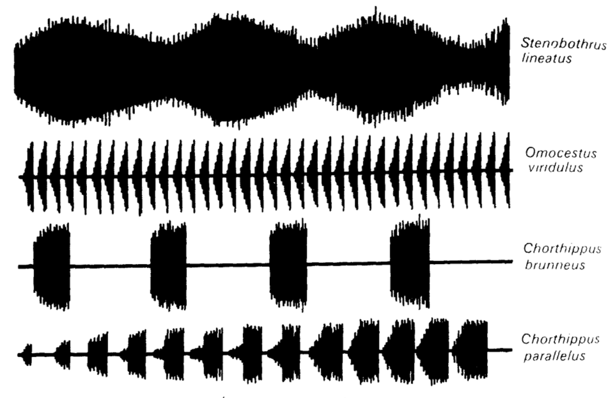
وغالبية الجراد من فوق فصيلة *Acridoidea* تنتج أصواتا بحك فخذ الرجل الخلفية فى الجناح . وفى ***Acridinae*** تحتك خافة على السطح الداخلى للفخذ الخلفى بعرق ذو بروز غير منتظم . بينما فى ***Truxalinae*** يوجد صف من البروزات الوتدية على الفخذ تحتك مع العرق البارز فى الجناح الأمامى (شكل ١٧ — ٧) . تلك الحركة تجعل الجناح يهتز وبالتالى ينتج الصوت ، ويختلف هذه الترددات (الذبذبات) من ٢ — ٢٥ كيلو سيكل / ثانية وإلى حد ما يختلف تردد الصوت حسب النوع وحتى فى الحشرة الواحدة يوجد مجال واسع للذبذبات نتيجة للرنين المختلف للأجزاء المختلفة من الجناح . وكل حركة من الفخذ تعطى نبضة واحدة من الصوت وغالبا ما يكون جهاز الصرير موجوداً فى الأناث والذكور .



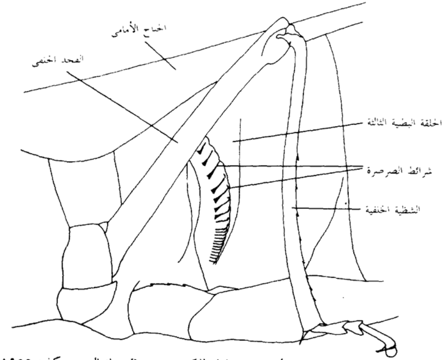
شكل(١٧ — ٧): (أ) منظر من السطح الداخلى للرجل اليسرى لذكر *Stenobothrus* توضح موضع بروزات الصرير (ب) بعض بروزات الصرصيره مكبرة .

وكما فى صراصير الغيط يكون لكل نوع من الحشرات صوت مختلف . ولذلك يمكن تمييز الأنواع بعضها بواسطة تردد الذبذبات لكل منها (شكل ١٧ — ٨) .

وتوجد كثير من أجهزة الصرير الأخرى فى بعض الحشرات التابعة لفوق فصيلة ***Acridoidea*** ، وهناك مثال لذلك من فوق فصيلة ***Pneumoridea*** . وفى هذه الحالة يتكون الصف المسن من سلسلة من الدعامات الشعاعية على جانبى الحلقة البطنية الثالثة (شكل ١٧ — ٩) . وهذه تحتك مع صف من الأسنان على السطح الداخلى للفخذ الخلفية ويمكن لنهاية البطن فى النطاطات أن تعمل كصندوق صوت ويتحكم فى الصوت أو تلغيه (كيفان ١٩٥٥) .

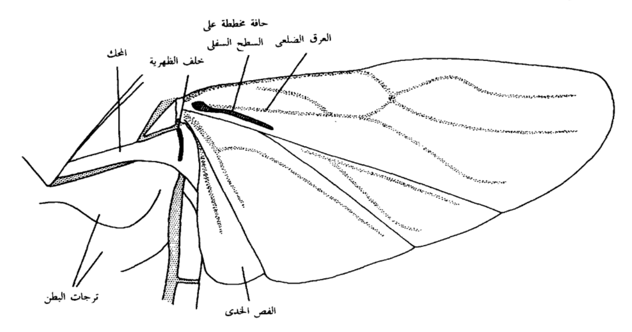


شكل (١٧ - ٨) : تسجيل للذبذبات صوت المناداة أو الصوت العادى للذكور لأربعة نطاطات الحليزية . التسجيل للذبذبات فى حشرة *Chorthippus Parallelus* توضح جملة واحدة من الصوت الذى يتكون من مجموعة من الجمل . الزمن المسجل حوالى ثلاث ثوان .



شكل (١٧ - ٩) : منظر جانبى للجانب الأيسر لقاعدة البطن لذكر *Pneumora* جهاز الصرير (كيفين ١٩٥٥) .

وفى حشرات رتبة مختلفة الأجنحة (*Heteroptera*) تحدث ميكانيكية الاحتكاك للصرير على نطاق واسع بين *Pentatomomorpha* حيث سجل ١٥ طريقة مختلفة (ليستون ١٩٥٧ ، ليستون وبرنجل ١٩٦٣) . وأكثر تلك العمليات انتشاراً هى وجود الصف المسنن على السطح البطنى الذى يحتك بمحك على الرجل ، أو يوجد هذا الصف المسنن على الجناح ويحتك مع المحك على السطح الظهرى . وعلى سبيل المثال ، لكل من الجنسين لحشرة *Kleidocerys resedae* حافة تشبه العرق على السطح السفلى للجناح الخلفى وتحمل هذه الحافة تخطيطاً مستعرضاً حوالى ١ر٧ ميكرون منفردا . ويحتك على محك يمتد من الحافة الجانبية للترجة خلف الظهرية **metapostnotum** (شكل ١٧ ــ ١٠) .



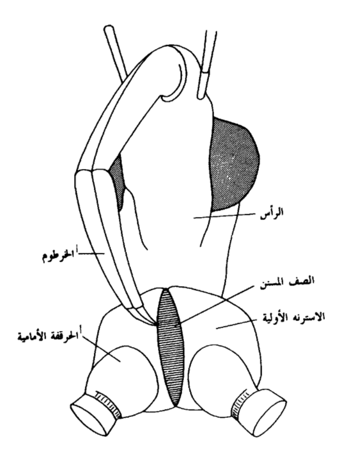
شكل (١٧ ــ ١٠): الجناح وجزء من الصدر والبطن لحشرة *Kleidocerys resedae* من السطح الظهرى توضح جهاز الصرير .

عموماً *Cimicomorpha* لا تحدث صريرا . ولكن الحشرات التابعة لفوق فصيلة **Reduvioidea** كلها لها صف مسنن بين الرجل الأمامية التى تحتك مع قمه الخرطوم (شكل ١٧ ــ ١١) وهذا الجهاز يوجد فى الذكور والأناث واليرقات .

من غير المعروف أن *Amphibiceorisae* تصدر أصوات ولكن يوجد استثناء وحيد منها هى فضيلة *Veliidae* ولكن كثير من Hydrocorisae على سبيل المثال *Notonecta, Corixa,* معروفة بالصرير فى الهواء والماء .

والصوت الذى تحدثه الحشرات التابعة لفوق فصيلة *Reduvioidea* ذو طبيعة غير منتظمة (شكل ١٧ ــ ١٢) ولكن فى غيرها من مختلفة الأجنحة Heteroptera فإن النغم أو الصوت يكون منظماً ولو أنه يوجد

بينها اختلافات واضحة فبعضها مثل حشرة *Sehirus* لها أصوات مختلفة أى لها نبضات ذات تردد مختلف ، والتردد الأساس للصوت الناتج مماثل للتردد الطبيعى عند تنبيه التركيب الجليدى والتردد التكرارى للنبض مساوٍ لتردد الاحتكاك لصف الأسنان (المسنن) .

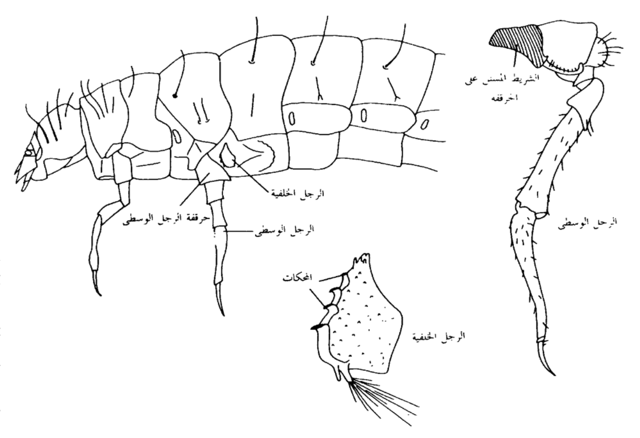


شكل (١٧ ــ ١١) : منظر بطنى للرأس . الاسترنة الأمامية لحشرة *(Heteroptera) Coranus* توضح قمة الخرطوم يحتك مع الصف المسن بين الحرقفتين .



شكل (١٧ــ١٢): ترددات الصوت الذى تنتجه يرقات العمر الرابع لحشرة *Coranus* تأخذ حوالى ٧ر٠ ثانية (عن هسكيل ١٩٦١) .

غمدية الاجنحة : يحدث الصرير بإستخدام ميكانيكية الاحتكاك كما فى كثير من الخنافس ، خاصة فصائل *Curculionidae, Tenebrionidae, Scarabaeidae, Carabidae* حيث تستخدم أجزاء كثيرة من الجسم فى انتاج الصوت فى الأنواع المختلفة ، ولكن أكثرها شيوعاً هما الغمدين . ففى حشرة *Oxycheila* على سبيل المثال توجد حافة مخططة على طول حافة الجناح التى تحتك بمنطقة حافية على الفخذ الخلفى . وفى يرقات التابعة لفصائل Passalidae, Lucanidae, Geotrupidae يحدث الصرير بحك سلسلة من الحواف على حرقفة الرجل الوسطى مع محك على المدور للرجل الخلفية . وفى يرقات Passalids تختزل الرجل الخلفية جداً لكى تعمل كمحك ولا تستعمل فى الحركة (شكل ١٧ ــ ١٣) .



شكل (١٧ ــ ١٣) : يرقة *Passalus* توضح جهاز الصرير (عن هسكيل ١٩٦١) .

حرشفية الأجنحة : بعض الحشرات اليافعه من رتبة حرشفية الأجنحة مثل *Nymphalis io* تنتج صوتاً بحك عروق الأجنحة مع بعضها البعض . وحشرة *Thecophora* لها عروقاً خاصة على الجناح الخلفى تحتك بالرسغ المتحور للرجل الخلفية ويمكن أن توجد أنماط أخرى من الأجهزة .

وتوجد ثلاثة أنماط رئيسية للصرير تحدث فى عذارى حرشفية الأجنحة باستثناء الأصوات المكتسبة التى تنتج عن حركة العذارء فى الشرنقة (هنتون ١٩٤٨) . فى عشر فصائل خاصة *Saturindae, Lymontridae, Papitionidae, Hespeniidae* تكون مجموعة الحواف المستعرضة بمثابة الحواف الأمامية لبعض حلقات البطن التى تحتك مع عقد (درنات) على الحافة الخلفية للحلقات السابقة ، التى تحتك مع بعضها نتيجة لحركة البطن . وفى فصيلة Noctuidae قد يكون للعذراء مناطق خشنة على الرأس والصدر والبطن تحتك مع الحافة الداخلية للشرنقة . أو أن يكون السطح الداخلى للشرنقة به حافة ، وعلى ذلك فإن حركة الالتواء المتكرر للعذراء يحدث صوت الحك .

وعذراء حشرة *Grangara thyrsis* لها زوج من الحواف المستعرضة على كلا الجانبين على الخط الوسطى البطنى للحلقة البطنية الخامسة . وتمتد الشفاه الطويلة بين وأسفل هذه الحواف حيث تكون نفسها مخططة عرضياً وعلى ذلك عندما تنقبض البطن تحتك مع الحواف محدثة صريرا .

مجموعات حشرية أخرى : توجد أجهزة احداث الصوت كذلك فى عدد آخر من المجموعات الحشرية . وسوف نعطى هنا بعض الأمثلة المحددة :ـــ

فيرقة *Epiophlebia* (Odonata) لها مناطق جانبية ذات حواف على حلقات البطن من ٣ ــ ٧ وهذه تحتك بالسطح الداخلى للفخذ الخلفية التى تكون بها حافة (بروز) كذلك إحداث الصوت فى يرقات *Hydropsyche* (Trichoptera) يشبه الحالة السابقة حيث أن لها حواف على جانب الرأس وأخرى على الفخذ الأمامى (جونستون ١٩٦٤) .

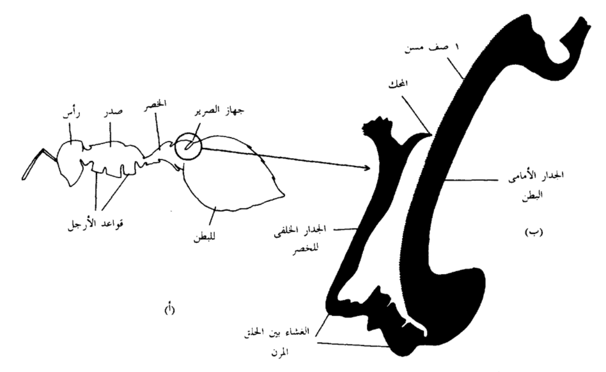
وفى النمل وكذلك فى *Myrmicinae, Darylinoe, Ponerinae* يحدث الصرير ويكون التخطيط على قاعدة البطن الذى يحتك مع حافة فى الخصر (شكل ١٧ ــ ١٤) . وفى فصيلة *Trypetidae* (ثنائية الأجنحة) تنتشر مواضع إحداث الصوت فى الذكر كما فى حشرة *Dacus tryoni* التى تكون بها المنطقة الموجودة بين العرق الزندى والشرجى فى كل صباح تهتز من الظهر للبطن بفعل عدد من الأشواك يتراوح بين ٢٠ ــ ٢٤ شوكة موجودة على صفين فى الحلقة البطنية الثالثة وبالتالى تحدث الصوت .

١٧ ــ ٤ أصوات تنتج من ذبذبة غشاء

Sounds produced by vibrating membrane

الأصوات التى تنتج من ذبذبة الغشاء الذى يرتبط مباشرة بالعضلات ، شائعة فى رتبتى متشابهة مختلفه الأجنحة وبفصيلة Pentatomidae وبعض حرشفية الأجنحة من فصيلة Arctiidae . وقد درست ميكانيكية هذه الطريقة بالتفصيل فى فصيلة Cicadidae (برنجل ١٩٥٤) حيث توجد خاصة فى الذكور ولكنها أحياناً توجد فى الأناث .

وفى المنطقة الظهرية الجانبية للحلقة الأولى من حشرة *Platypleura* (Cicadidae) توجد على كل جانب منطقة من الجليد الرشيق مدعم بحافة جليدية سميكة وسلسلة من الدعامات الظهرية البطنية . هذه المنطقة من الجليد تكون

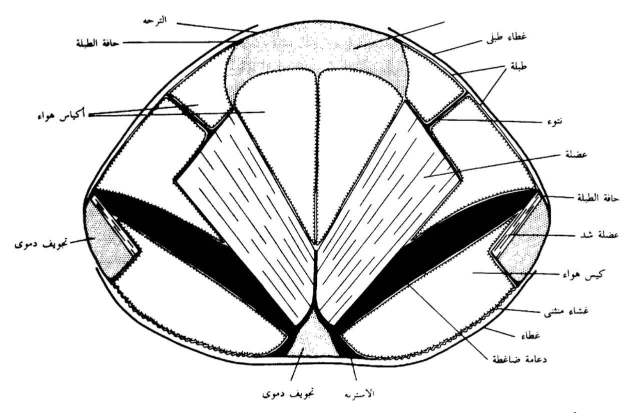


شكل (١٧ ــ ١٤) : (أ) رسم تخطيطى لحشرة *Myrmica* توضح موقع جهاز احداث الصوت (ب) رسم تخطيطى لمقطع طولى فى الجليد لجهاز إحداث الصرير (عن ديمورتير ١٩٦٣ a) .

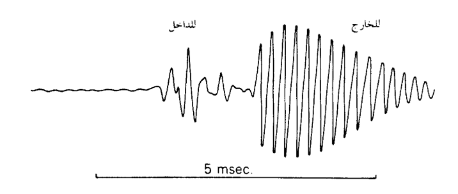
الطبلة (شكل ١٧ ــ ١٥) وتكون محمية بإمتداد أو بروز أمامى للبطن مكونة لغطاء الطبلة . وداخلياً توجد دعامة ضاغطة تمتد من السطح البطنى للحافة الخلفية للحافة المدعمة وعضلة الطبلة وتمتد متوازية مع الدعامة الضاغطة . وتظهر من الناحية البطنية وتمتد فى تجويف ويحده هيكل وتدى apodeme متصل بالطبلة . ويوجد خلف الطبلة كيس هواء يحيط بالعضلة ويتصل مع الخارج عن طريق الثغر التنفسى فى الصدر الخلفى . ووجود كيس الهواء يجعل حركة الطبلة مرة فى التذبذب .

ويمتد من السطح البطنى للصدر للخلف الغشاء الحرشفى operculum الذى يغطى تجويف يحتوى على العضو الطبلى ومنطقة من الجليد وعشاء منثنى يفصل الأكياس الهوائية عن التجويف أسفل الغطاء . وعندما ترتفع البطن فإن الغشاء يتمدد .

ينتج الصوت عندما تنقبض عضلة البطن جاذبة الطبلة وعلى ذلك تُشد للداخل محدثة طرقة أو فرقعة . وعند انبساط العضلة تعود الطبلة لوضعها الأصلى بخاصية مرونه الجليد المحيط وتحدث الطرقة أو الفرقعة الثانية . وعلى ذلك فإنه تحت ظروف التجربة يحدث صوت فرقعة مزدوجة بعد كل انقباض للعضلة (شكل ١٧ ــ ١٦) . وعلى الرغم من أن سعة الاهتزاز للفرقعة للداخل فإنها تكون أقل من الفرقعة للخارج وهذا تحت الظروف العادية ولكن ذلك يختلف حسب الاختلاف فى تردد الطبلة ولذلك تكون فرقعة الداخل أكثر قوة من الخارج .



شكل (١٧ ــ ١٥) : رسم تخطيطى عرضى للحلقة الأولى لحشرة *cicada* يوضح التراكيب الأساسية الخاصة بإنتاج الصوت .



شكل (١٧ ــ ١٦) : فرقعة مزدوجة ناتجة تحت الظروف المعملية بواسطة حركة الداخل ــ الخارج (IN - OUT) للغشاء الطبلى لحشرة *Cicada* .

تنقبض عضلة الطبلة عضليا myogenically ، وعليه فالتنبيه بنبضة عضلية واحدة ينتج عنه سلسلة من الانقباضات تؤدى إلى سلسلة من النبضات الصوتية ترددها التكرارى يساوى التردد الناتج من انقباض العضلة .

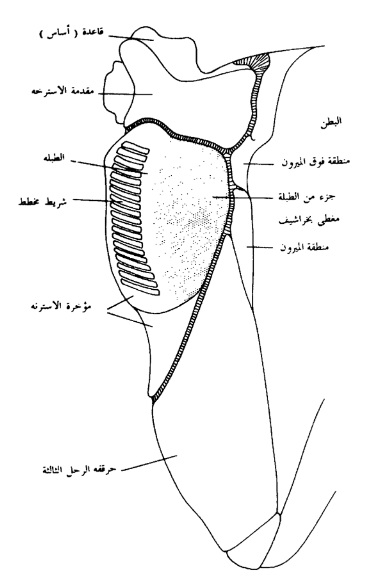
وفى حشرة *Platypteura capitata* يعطى تردد التنبيه ١٢٠ / ثانية . نبضا ترددیا تکراریا ٣٩٠/ثانية وانقباض عضلة الطبلة ليس عضلياً فى *Magicicada* ولكنه عبارة عن تنبيه عصبى . وفى مثل تلك الحالات يحدث ترد النبض التكرارى العالى بطرق مختلفة ويقدر تردد الصوت الناتج بالتردد الطبيعى للطبلة الذى يكون فى حشر *P.capitata* حوالى ٤٥٠٠ سيكل / ثانية وفى بعض الأنواع يكون المسبب هرمونياً وهذا يرجع إلى تعقد عشا الأكياس الهوائية التى تكون مرتبطة مع تردد الطبلة ولذلك فكثافة أو شدة الصوت الناتج تزيد .

وميكانيكية إحداث الصوت متشابهة فى جميع الأنواع التى درست ولكن لكل منها تردد تكرارى مختلف ، وهذا راجع لاختلاف ذبذبات الطبلة . ويمتد من نتوء من الجزء الخلفى على الصدر الخلفى إلى الحافة الأمامية للطبلة ويسمى بالعضلة الشادة . وعندما تنقبض تلك العضلة تجذب حافة الطبلة وبالتالى يزيد تحدب الطبلة من الصوت الناتج ولكنه يقلل التردد التكرارى . وانقباض العضلة الشادة أو عضلات مساعدة ترفع البطن وتجذب الغشاء المنثنى وتزيد المسافة بين البطن والغطاء وهذا يغير التردد الرنان للأكياس الهوائية وبالتالى يمكن أن يساعد على زيادة شدة الصوت . ويختلف ذلك من حشرة إلى أخرى لاختلاف مقدرة العضلات فى كل زوج من الطبل تعمل متزامنة . وربما يرجع ذلك لاستمرار التنبيه العصبى للعضلات ولكنها تظل فى حالة الانقباض العضلى لعضلة الطبلة ، وربما يكون راجعا إلى تأثير ميكانيكى يظهر من الوصلات البطنية لعضلات الطبله فى الجانبين. وبينا الحشرة تصدر الاصوات فإن بعض العضلات البطنية تمتد حتى انقباض الاسترنة وبالتالى فإن تلف الجهاز السمعى بالصوت الشديد أمر مستبعد .

وتوجد ميكانيكية أخرى لجهاز الصوت فى الحشرات التابعة لفصيلة *Arctiidae* (حرشفية الأجنحة) التى تتكون فيها الطبلة من طبقة رقيقة من الجليد على جانب الصدر الخلفى (شكل ١٧ ــ ١٧) (بلست وآخرون ١٩٦٣) . وهذه تغطى بالحراشيف من الخلف ولكن من الأمام يوجد تخطيط متوازى يختلف فى العدد من ١٥ ــ ٢٠ فى حشرة *Melese* وفى أنواع أخرى قد تصل إلى ٦٠ تخطيط .

والعضلة المؤثرة الأساسية هى العضلة الحرقفية القاعدية . وعندما تنقبض تلك العضلة فإن الطبلة تُشد للأمام ، بداية من الظهر وتمتد على طول الشريط المخطط ، وكل خط يشد إلى منطقة الشد ثم ينفصل . وعلى ذلك فكل شريط (خط) يعمل كطبلة صغيرة . وشد كل واحدة تعطى نبضة من الصوت وعلى ذلك فالطبلة ككل تعطى تذبذب يتراوح ما بين ١٢ ــ ٢٠ نبضة . وعندما ترتخى العضلة فإن الطبلة تندفع للخارج وهذا راجع لمرونة الجليد المحيط . وبالتالى تنتج سلسلة من النبضات .

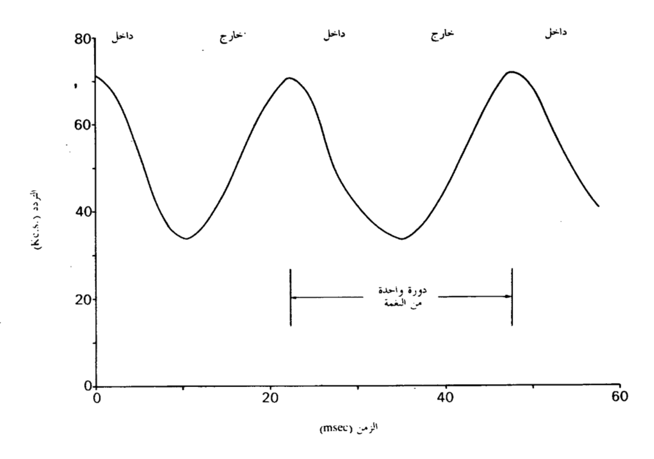
والصوت الناتج من حركة الداخل أظهر انخفاضاً متتالياً فى التردد ، والآخر الذى نتج على حركة الخارج يعطى حركة مضطردة (شكل ١٧ ــ ١٨) مثل هذه الدورات المبرمجة تحدث فى داخل ١ ــ ٢٠ بمعدل ٢ ــ ٤ نبضة / ثانية . فأغلب الصوت الناتج يقع فى مدى ٣٠ ــ ٩٠ كيلو سيكل / ثانية . وهذا المدى ذو المجال الواسع يمتد من ١١ ــ ١٦٠ .



شكل (١٧ ــ ١٧): رسم تخطيطى السطح الجانبى للصدر الخلفى لحشرة *Malese* يوضح موقع الطبلة بالعلاقة مع الأشواك المجاورة (بليست وآخرون ١٩٦٣) .

ويوجد نمط آخر مختلف هو صرير ملكة النحل . وهذا الصوت ينتج من ذبذبة ترجات الصدر (رونر ١٩٦٤) ولذلك قد يعرف بأنه غشاء يتذبذب آليا .

وينتج الصوت بواسطة الملكات العذارى ، ويتوقف الميل للصرير عندما يكتمل تكوين الأرجل أو الملكات التى سوف لا تضع بيضا . وعملية الصرير فى الأناث البكر يتكون من جمل تبدأ بنبضة طويلة من الصوت يتبعها سلسلة نبضات قصيرة بتردد أساسى من ٥٠٠ سيكل / ثانية فى تجانس . والملكات التى تكون مازالت فى العين السداسية الشمعية يمكنها الصرير ولكن تكون فى نبضات قصيرة فقط بتردد قصير .



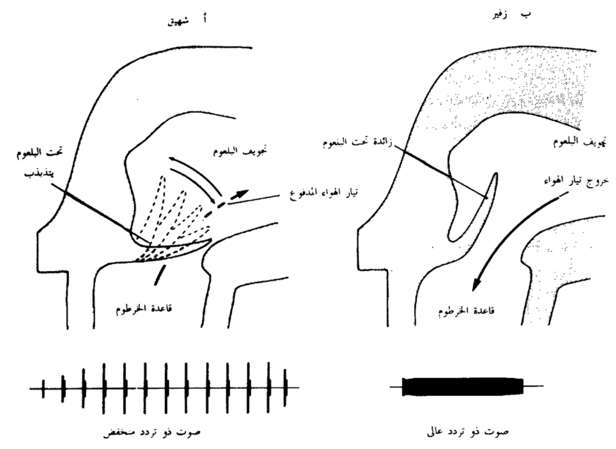
شكل (١٧ – ١٨) : رسم تخطيطى يوضح دورات النغمة للمكونات الأساسية لتردد الصوت لحشرة *Melese* كل دورة انتجت بواسطة حركة للداخل والخارج IN- OUT على الطبلة (عن بلست وآخرين ١٩٦٣) .

١٧ ــ ٥ انتاج الصوت بامرار تيار من الهواء

Sound produced by a pulsed air - stream

الحالة الوحيدة التى تمت دراستها لهذا النوع من انتاج الصوت كانت على حشرة ***Acherontia*** (حرشفية الأجنحة) . حيث يسحب الهواء خلال الممص (الخرطوم) باتساع البلعوم محدثاً تذبذبا فى زائدة تحت البلعوم محدثاً سحباً لتيار الهواء (شكل ١٧ ــ ١٩ أ) . وفى هذه الحالة ينتج صوت بتردد حوالى ٢٨٠ سيكل / / ثانية وانقباض البلعوم مع تحت البلعوم يدفع أو يطرد الهواء محدثاً صفارة عالية (١٧ ــ ١٩ ب) وتتكرر هذه العملية بسرعة .

وينتج الصرصور *Gromphadorhina* صريرا يدفع الهواء للخارج من الثغور التنفسية .



شكل (١٧ ــ ١٩): مقطع طولى تخطيطى لرأس حشرة *Acherontia* يوضح طريقة إحداث الصوت وذبذبات الصوت الناتج فى حالة الشهيق والزفير (عن دور مثير ١٩٦٣ a) .

١٧ ــ ٦ شدة الصوت Intensity of the sound produced

الدراسات فى هذا المجال قليلة نسبياً حيث تم قياس المسافة التى يمكن سماع الصوت منها وتختلف هذه المسافة تبعاً لحساسية المستقبل ولكن اذن الانسان يمكنها تمييز الصرير من مسافة ١ أو ٢ متر ، وفى حشرة ***Nemobius sylvestris*** (مستقيمة الأجنحة) من مسافة ٨ متر . وفى حالة حشرة ***Tettigonia viridissima*** (مستقيمة الأجنحة) من مسافة ١٠٠ متر . والحفار من بُعد ٣٥٠ متر .

١٧ ــ ٧ فاعلية الأصوات الناتجة Significance of the sounds produced

الصوت الذى تنتجه الحشرات يمكن تقسيمه إلى : اذا ما كانت الحشرة ترسل اشارات للأنواع الأخرى وهذه تكون متخصصة جداً . أو أن هذه الاشارة للأفراد الأخرى من نفس النوع . وتكون هذه الحالة تخصص داخلى .

١٧ ـــ ٧ ـــ ١ فاعلية الأصوات ذات التخصص خارجى

هذا النوع من الأصوات . أصوات غير منتظمة ليس لها تردد نبضات منتظم (ارجع إلى شكل ١٧ ـــ ١٢) وهذا يغطى مجالًا كبيراً من الترددات . وعادة ما يكون هذا الصوت صادراً من كل من الأناث والذكور وأحياناً يصدر من اليرقات . وأصوات هذا النوع ، التى تضم أصوات خنافس rechuviids وعذارى حرشفية الأجنحة ، وتكون مختصه بالدفاع والحماية وربما التنبيه أو الحماية من المفترسات أو تنبيه أفراد أخرى من نفس النوع بوجود مفترس .

أحيانا توجد أنماط أخرى من صرير الإنذار مثل صوت الهسهسة الذى يحدثه فتح الأجنحة فى فراشة الطاووس لتظهر البقع العينية ونفس الحالة فى فصيلة *Acrtiidae*.

ويرتبط انتاج الصوت باظهار ألوان من الانذار وتحاول المفترسات تعلم كيفية تفادى تلك الأصوات المميزة والأصوات المرتبطة بتوضيح الرؤية تنتج كذلك بواسطة فرس النبى والنطاطات .

١٧ ـــ ٧ ـــ ٢ أصوات تخصصها داخلى

هذا النوع من الأصوات هى أصوات ذات نبض منتظم التردد .

الغزل Courtship : درس نظام احداث الصوت بالتفصيل على مستقيمة الأجنحة وكذلك مختلفة الأجنحة . ومستقيمة الأجنحة لها خمسة أنماط من الأصوات تختص بالمناداة ، والغزل Courship ، والتزاوج والتجمع والتنبيه وتختلف كل واحدة عن الأخرى فى تردد النبض التكرارى وشكل النبض (راجع شكل١٧ ـــ ٢) . ففى النطاطات تستجيب الأنثى للذكر فى بعض الأحيان فقط تبعاً لحالاتها الفسيولوجية حيث لا تستجيب حتى تصبح ناضجة جنسياً أو لمدة حتى ٢٤ ساعة قبل وضع البيض ، وكذلك بعض وضع البيض . كذلك تثبط تلك الاستجابة بالتزاوج . ربما يكون ذلك بفعل عامل كيماوى ينتقل مع الحيوانات المنوية ولكنه يعود مرة ثانية بعد عدة أيام . وتختفى الاستجابة كلية قبل عدة أيام من الموت .

والسلوك الجنسى لحشرة *Chortshippus brunneus* يكون مميزا عن ذلك الذى يحدث فى النطاطات البريطانية . فإذا سمعت أنثى (فى حالة التأهل للاستجابة للأصوات) صوت صادر من ذكر فإنها تصدر صوتاً كذلك للرد عليه .

الفصل والتجمع الجنسى Sexuak isolation and aggregation : للأصوات المختلفة للأنواع المختلفة من النطاطات grasshoppers وصراصير الغيط crickets تأثير فعال فى عزل أفراد النوع الواحد ، ومن المعتقد أن الاختلاف بين الأنواع فى الصوت لا يحدث إلا بعد أن يحدث فصل مورفولوجى فى النوع ، ولكن فى نوعى النطاطات Chorthippus *C. bignttulus* يكون الفرق فى الأصوات ذو أهمية كبيرة فى عزل النوعين عن بعضهما . وهذان النوعان متشابهان لدرجة كبيرة ويمكن تمييزهما مورفولوجياً ببعض الصفات البسيطة جداً وهما لا ينفصلان بيئياً ولهما نفس سلوك التزاوج وبالتالى حدوث الخلط بينهما فى التزاوج ممكن فى المعمل . ولكن فى الحقل لا يحدث إلا نادراً . والفرق الأساسى بين الأنواع هو أصواتها حيث أن للصوت تأثير فعال فى التوجيه والتنبيه لأفراد النوع الواحد فقط .

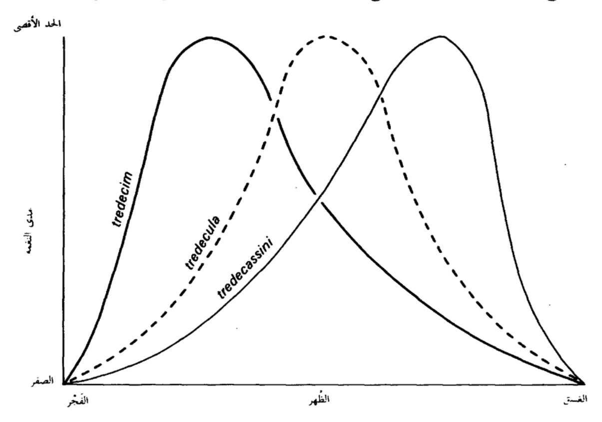
وبالتالى ينجذب الذكر بسرعة للأنثى ، وتكون الأنثى تكون أكثر رغبة فى التزاوج حتى فى وجود أصوات أخرى لأنواع أخرى . وهذا العامل من عوامل السلوك يكون فعالاً فى فصل نوعين مختلفين فى مكان واحد (بيرك ١٩٥٨) .

وفى بعض الحشرات يؤدى إصدار الصوت إلى التجمع والتزاحم . ويحدث ذلك فى حشرات **Cicadas** حيث أن لها لحناً واحداً يؤدى إلى التجمع للاناث والذكور فى مكان مناسب وعليه فمن الممكن أن يتجمع أفراد النوع الواحد على شجرة معينة . ويوجد فى جنوب أمريكا ثلاث أنواع من *Magiciado* تتواجد فى نفس المكان ، ويحدث فى المعمل تداخل فى التزاوج بين أنواعها . ولكن ليس هذا هو الحال بالنسبة للحقل . ويكون هذا الصوت مشابها لصوت المناداة الذى يطلقه الذكر . فكلا الحشرتين توجه نفسها وتتحرك فى اتجاه الأخرى . وتتوقف لكى تطلق أصواتاً من فترة لأخرى ، وفى النهاية يؤدى ذلك لأن يرى كل منهما الآخر . وعندما يرى الذكر الأنثى يبدأ فى اصدار صوت الغزل . ولكن اذا حدث ووجد ذكر آخر فى نفس المنطقة فكلاهما يبدأ فى اطلاق اصوات عالية حتى يترك أحدهما المكان . وفى أثناء هذا الغزل يقوم الذكر بحركات قفز وفى النهاية يقفز على الأنثى ويحاول التزاوج معها ، فإذا لم تقبل الانثى يبدأ مرة أخرى فى اصدار صوت الغزل . فإذا تحركت الانثى للتزاوج يبدأ الذكر فى اصدار صوت التزاوج Copulation song الذى يكون له تأثير . عليها وفى المجموعات الأخرى مثل حشرة *Pentatomomorpha* والحشرات التابعة لفصيلة *Trypetidae,* يحدث كذلك أن يؤدى اطلاق الاصوات إلى التقاء الجنسين ، ولكن عادة لا تطلق الانثى أى أصوات بل يقوم الذكر بذلك وعلى هذا تتحرك الأنثى نحوه . والعكس صحيح فى البعوض ، فذكر بعوض الايدس *Aedes aegypti* يستجيب لصوت الانثى وينجذب لها . ولا تنجذب الاناث الغير بالغة لأن صوتها ذات تردد منخفض ، ولكن يصل إلى مستوى الجذب عندما تنضج الانثى ، وتظل كذلك بقية حياتها . ويمكن للذكر تمييز صوت الطيران عند الانثى على الرغم من وجود أى ضوضاء فى المكان . الذى يحدث فيه تجمع لكل نوع كنتيجة لاختلاف الصوت فى كل منها وكذلك ميل أفراد كل نوع لاصدار أصواتها فى أوقات مختلفة من النهار . (شكل ١٧ ــ ٢٠) . بهذه الطريقة يقل أى تداخل فى التزاوج بين الأنواع وبالتالى يحدث العزل الجنسى بينها (الكسندر ومور ١٩٦٢) وفى سيلان يكون لحشرات **cicadas** صوت واحد تصدره ويختص بالتجمع ، ولكن فى جنوب أمريكا يعرف من هذه الأنواع أن لها غزل **Courtship** كذلك .

وأصوات النطاطات تؤدى للتجمع . فإذا فصل ذكر أو أنثى لمدة ٢٤ ساعة فإنها توجه وتحرك نفسها فى اتجاه الصوت حتى تقترب من أصوات المجموعة (هيسل ١٩٥٧ ، ١٩٥٨) .

الصرير العدوانى Aggressive stridulation : يوجد هذا النوع بوضوح فى صراصير الغيط . فكل ذكر من حشرة *Oecanthus* له منطقة حوالى ٥٠ سم^2 يطلق فيها الصوت العادى . إذا ما دخل صرصور آخر هذه المنطقة فإن الصرصور يطلق أصواتاً عنيفة شديدة تكون مميزة عن الأخرى (شكل ١٧ ــ ٢) ، والذكر الذى يدخل المنطقة يتحارب معه وقد يحدث قتال بينهما ، حيث يحك كل ذكر الآخر بقرون الاستشعار ويدفعه ويعضه حتى يجهد أحدهما الآخر . والذكور المقيمة فى المستمرة (المجموعة) تصدر أصوات أقوى فى حالة التجمع عن غيرها .

وتلك الأصوات العنيفة ربما يكون لها تأثير فى انفراد الذكر بأكبر مساحة ممكنة وفى نفس الوقت تقلل التداخل فى التزاوج . وحدوث الأصوات فى أنواع أخرى قد يساعد الانثى القادمة لكى تستدل على الذكر .



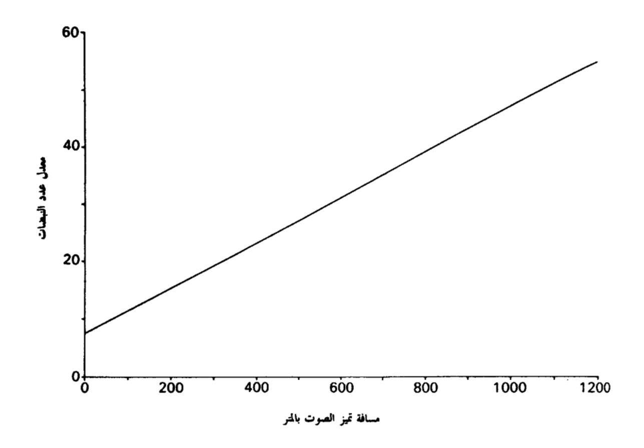
شكل (١٧ — ٢٠) : نشاط التزاوج لثلاثة أنواع من الحشرات التابعة لجنس Magicicada تعيش فى نفس البيئة (عن الكسندر ومور ١٩٦٢) .

صوت الاتصال بين الحشرات الاجتماعية ونصف الاجتماعية

Sound communication in social and semi - social insects

فى تلك الأنواع من الحشرات تحدث الأصوات بهدف الاتصال بينها دون الجذب والتزاوج ، فشغالات نحل العسل مثلاً تحدث صوتا أثناء الجرى المستقيم فى رقصتها . وتتناسب عدد النبضات ومدة الصوت الكلية مع بعد المسافة عن الغذاء شكل (١٧ — ٢١) ، وقد تستعمل هذه الأصوات مع عدد هزات البطن **Waggles** فى الجرى المستقيم ، لتقدير المسافة عند الغذاء للأفراد الأخرى فى المستعمرة .

وقد يكون الصوت مهماً اكثر من الابصار فى الظلام داخل الخليه ، ولما كانت الشغالات الاخرى تميل الى لمس صدر النحل الراقص فقد تحس التذبذب فى الصدر الذى قد يكون هو مصدر اصدار الصوت (وونر ١٩٦٢ ، ١٩٦٤) .



شكل (١٧ ــ ٢١) : العلاقة بين معدل النبضات التى ينتجها النحل فى أثناء الجرى المستقيم فى الرقص ومسافة موقع الغذاء من الخلية (بعد وونر ١٩٦٢) .

وصوت الملكة فى نحل العسل ينبه أفراد المستعمرة بوجود ملكة عذراء فى المستعمرة وتوضح ما إذا كانت حرة أو مازالت فى داخل البيت الملكى .

وفى الجراد قد يكون صوت الطيران له أهمية اجتماعية . مثلًا صوت الطيران لسرب من الجراد الصحراوى *Schistocerca* ربما ينبه الجراد الآخر على الأرض ليبدأ فى الطيران (الاقلاع) ، كما أن صوت الطيران للسرب يساعد على استمرار طيران وتماسك السرب Cohesion . فإذا ما أرادت جرادة أن تخرج من السرب فإنها تمر أسفل السرب حوالى ٥ أمتار حيث يمكنها سماع باقى السرب .

كذلك قد يحدث تنبيه غير مماثل للجراد لكى يرجع للخلف اعتماداً على صوت السرب (هسيل ١٩٥٧ ب) وصوت فرد واحد من الجراد يمكن تمييزه للآخرين من بعد ٢ ـــ ٣ متر . ويطير الجراد فى الأسراب على مسافة معينة من الآخرين وربما يكون صوت الأفراد هو محور لتلك المسافة .

١٧ ـ ٨ التحكم فى انتاج الصوت Control of sound production

١٧ ـ ٨ ـ ١ تنبيه اصدار الصوت

تبدأ الحشرات فى اصدار الصوت كنتيجة للتوازن بين التنبيه الداخلى والخارجى . ويضم التنبيه الخارجى العوامل الطبيعية للبيئة ، فمثلا الحرارة قد تتحكم فى النطاطات حيث تطلق الاصوات عندما تكون درجة الحرارة مرتفعة أو الاشعاع الشمسى شديد (ريتشارد وولف ١٩٥٤) . والضوء كذلك مهم لبعض الأنواع ، فبعض أنواع النطاطات (tettigoniid) حشرات ليلية والبعض الآخر نهارية ، ويحدث اصدار الصوت فقط فى وقت معين من اليوم بالنسبة لكلا النمطين لحشرة cicadas فى أمريكا الجنوبية وسيلان (شكل ١٧ ـ ٢٠) . وبجانب العوامل الطبيعية فإن العوامل الحيوية لها أهمية كبيرة فى التنبيه لاحداث الصوت . وأهم العوامل الحيوية الخارجية هى الابصار والشم وأعضاء الحس . وصوت أو صورة أى فرد آخر من نفس النوع قد يؤدى إلى احداث الصوت . ويعتمد نوع الصوت (إذا كان للغزل أو للتجمع) على الظروف وجنس الحشرات . وتنبيه الشعيرات الحسية مهم لاحداث صوت التنبيه للحماية فى البق والخنافس .

أما العوامل الداخلية فلها كذلك أهمية كبيرة ، فذكور النطاطات تحدث صوتاً فقط عندما تكون ناضجة جنسياً ، ويتوقف الصوت بعد التزاوج . وفى حشرة *Ephippiger* يكون توقف الصوت لمدة أطول حوالى ٣ ـ ٥ أيام . بينما ذكر صرصور الغيط *Gryllus compestris* يغنى فقط عندما يكون حاملًا للحامل المنوى Spermatophore ، وبعد التزاوج انتقال الحامل المنوى للأنثى يتوقف اصدار الصوت حتى يتكون حامل منوى جديد فى كيس حوامل المنى . وتصدر إناث النطاطات أصواتا فقط عندما تكون فى حالة استجابة وربما يكون ذلك تحت تأثير هرمون حيث أن إزالة المبايض للأنثى الناضجة يؤدى إلى فقد الاستجابة أو الرغبة فى الانثى . ولكن تعود تلك الرغبة أو الاستجابة عند حقن تلك الاناث بدم انثى ناضجة (هسل ١٩٦٠) .

فى حشرة *Gomphocerus* ينظم إفراز غدة كوربس ألآتم corpus allatum تلك الاستجابة .

١٧ ـ ٨ ـ ٢ التحكم العصبى فى انتاج الصوت

من الطبيعى أن يكون هناك تحكم للجهاز العصبى فى عملية اصدار الصوت ، حيث يرتبط الجهاز العصبى بالعضلات التى تحرك أعضاء أحداث الصوت ، ففى صرصور *Gomphocerus* وصرصور *Gryllus coompestris* (مستقيمة الأجنحة) ، يكون المخ ضرورى لحدوث الصوت من حيث التنبيه الحسى على عملية احداث الصوت فمثلا تحدد Corpora pedunculata بداية ونهاية الصوت ، حيث تنبه أو تثبط انتاج الصوت . ولذا فإن التنبيه الحسى يكون مرتبطاً بتحديد نوع الصوت ونقل المعلومات للجسم المركزى ، ومن خلال الجسم المركزى يترجم التنبيه إلى نبضات وسلوك ، ويعتمد التنبيه الجنسى على نوع الصوت للنوع الواحد من الحشرات حيث يمر التنبيه خلال الحبل العصبى للعقد العصبية الصدرية المتحكمة فى جهاز اصدار الصوت وهى عقده الصدر الأوسط فى صرصور الغيط Gryllus وعقدة الصدر الخلفى فى صرصور *Gomphocerus* (هوبر ١٩٦٣) .

ويعتقد إيوانج وهويل (١٩٦٥) أنه يوجد مركز للغناء Song center فى عقدة الصدر الأوسط فى *Acheta* ترتبط بنشاط العضلة وينظمه تثبيط عصبى بين فرد العضلة وغلق أو طى الجناح لاحداث الصوت .

وفى البداية تنشط العضلة خلال المحاور العصبية البطنية . ولكن عندما يزيد التنبيه فإن المحاور السريعة تبدأ فى العمل . وتنقبض العضلات أقوى وتزيد شدة الصوت . وفى حالة الأصوات العنيفة فإن التنبيه يظل لمدة أطول منه فى حالة المناداه فى وجود الذكر الغريب . والعضلات المحركة لأجنحة صراصير الغيط لإنتاج الصوت هى نفسها المستخدمة فى الطيران . ولكن يوجد اختلاف فى طريقة عمل العضلات (بيرتلى وكوكش ١٩٦٦ ، ايونج وهويل ١٩٦٥) .

الفصل الثامن عشر
الاستقبال الكيماوى
CHEMORECEPTION

١٨ - ١ الاستجابة فى السلوك للمستقبلات الكيماوية بالملامسة

Behavioural responses to contact chemoreception

ترتبط الاستجابة فى السلوك مع الأدلة الكهروفسيولوجية التى توضح أن الحشرات لها المقدرة على التمييز بين الحلويات والملح والحمض و المواد المرة *bitter Substance* وكذلك التمييز بين مذاق المواد المرة وبعضها البعض. وقد تم عمل دراسات تفصيلية على ذبابة *Phormia* الفورميا التى تستجيب للتنبية من الشعرات الحسية بالسكر أو الماء وتمييز تلك الاستجابة يكون باستطالة الممص *Proboscis* . كما تختلف هذه الاستجابة باختلاف أنواع السكريات ، وعموماً فالجلوكوزيدات *glucosides* هى اكثرها وأشدها تنبيهاً .

وعلى ذلك ففى *Calliphora, Phormia* يكون الحد الحرج للتقبل *acceptance threshold* هو للسكروز والمالتوز (من السكريات الثنائية) والفركتوز والفوكوز *Fucose* والجلوكوز (من السكريات الأحادية) ، ولم تنجح بعض السكريات مجتمعه فى احداث تنبية ، بينما بعض السكريات الأخرى لها تأثير مثبط ، كما وأن السكريات العديدة *polysaccharids* ليس لها تأثير منبه .

وتختلف أنواع الحشرات فى تقبلها للسكريات ، مثلاً الذباب الأزرق أكثر عمومية من النحل وينطبق هذا كذلك على الشعرات الحسية المختلفة فى الحشرة الواحدة مثلاً وجد أن المانوز مؤثر للشعيرات القصبية الداخلية الكاذبة *Interpseudsatracheal* فى ذبابة *Phormia* ، على الرغم من أنها لا تثنية لا تنبه الـ الشعيرات الحسيه الثلانية *Trichoid Sensilla* . ومخلوط السكريات له تأثيرات مختلفة لأنه قد يحدث تثبيط أو تنشيط لبعضها على بعض .

وتظهر الاستجابة للماء خاصة الخالى من الأملاح . والضغط الاسموزى العالى أو وجود تحليل كهربى لمواد غير عضوية يثبطان الاستجابة بدرجات مختلفة . وتأثير التحليل الكهربائى *electrolyts* يكون متخصصاً ، فكلوريد الكالسيوم مثلاً يثبط الاستجابة بتركيزات منخفضة عن كلوريد الصوديوم . وتنبيه الشعيرات الثلاثية *Trichoid* فى الفورميا بالأملاح الغير عضوية تؤدى إلى سحب الحشرة للممص *proboscis* أو توقف امتداده . وعموماً تكون الكاتيونات *Cations* فعالة أكثر إذا ما كان لها تحرك أيونى عالى . وبالتالى فإن قوة التنبية أو التثبيط تأخذ السلسلة التالية :

$: H^+ > NH_4^+ > K^+ > Ca^{++} > Mg^{++} > Na^+.$

وبالأنيونات يكون الوضع أكثر تعقيداً ومختلفاً لأحادى وثنائى التكافؤ للأنيون *Valentions* : فى الصرصور الأمريكى تتبع قوة التنبية للأينون *anions* الوضع التالى :

$$OH > NO_3 > I > Br > Cl = SO_4 > Ac > PO_4.$$

وقد وجد من التحليل الكهربى للمواد العضوية أن أيونات الهيدروجين تكون مهمة : ولكن يتوزع الأنيون على القوة المنبهة . ويكون الحد الحرج للتنبيه أقل بسلسلة أطول .

وبالتماثل فى أى سلسلة من المواد العضوية الأليفاتية ، تتناسب قوة التنبيه مع طول السلسلة ، وبالتالى مع درجة ذوبانها فى أشباه الدهون *Lipoids* ، وكذلك نقطة الغليان وتناسب الضغط البخارى وتلك العلاقة ليست خطاً مستقيماً *Linear* لكل سلسلة من تلك المركبات ، ولكن يظهر كسر فى طول منطقة من سلسلة معينة وهى مميزة لتلك السلسلة (١٨ - ١) واحلال ذرات الهيدروجين فى جزىء بمجموعات أخرى مختلفة مثل مجموعة هيدروكسيل أو كلوريد ، تغير قوة المنبة بالنسبة للمركب . وقد يحدث تنبيها لاستطالة الممص فى ذبابة الفوروميا بالهيدروكاربون *hydrocarbons* والمواد الأخرى من تنبية الألياف الرافضة . ولكن اقترح سيتهاردت وآخرون (١٩٦٦) أن يكون هذا التأثيرات لتثبيط التنبيه لأى من المستقبلات الأخرى . وقد وجدوا أن الكحولات والأمينات ليس لها تأثير منشط ، ولكن وجد أن لها تأثير مثبط للنتائج من مستقبلات الملح ، والسكر ، والماء عند تركيزات معينة محدثة فقداً كاملاً للاستجابة .

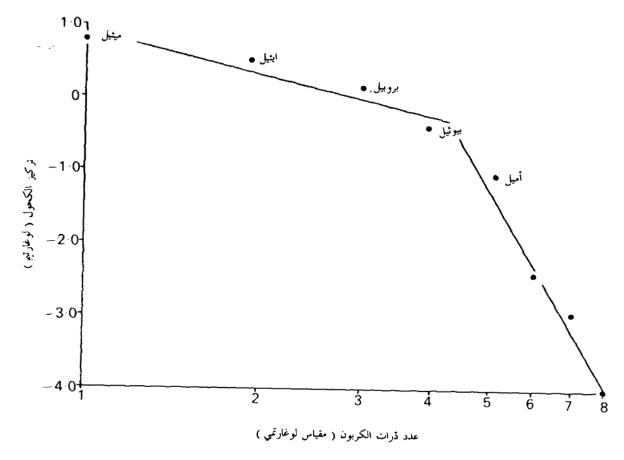
وعادة ما تكون استجابة الحشرة غير ثابته ولكنها تختلف حسب الظروف الفسيولوجية للحشرة مثل حالة التغذية التى لها أهمية خاصة . ويكون الحد الحرج للتنبية أقل بعد فترة تترك فيها الحشرة بدون طعام . علاوة على ذلك تختلف حساسية الأجزاء المختلفة من الجسم . وفى النحل مثلاً يكون الممص أكثر حساسية من قرن الاستشعار الذى يكون بدوره اكثر حساسية من الأرجل .

وقد يحدث التكامل خلال الجهاز العصبى المركزى فذبابة الفورميا تستجيب للتركيزات المنخفضة من السكر إذا ما حدث تنبيه لرسغية بدلا من رسغ واحد .

١٨ - ٢ فاعلية المستقبلات للكيماويات بالملامسة

Signification of contact chemoreception

المستقبلات الحسية للكيماويات لها أهمية خاصة بالنسبة للتحكم فى التغذية ، ففى ذبابة الفورميا مثلاً يؤدى تنبيه الرسغ بالسكر إلى استطالة الممص مما يؤدى إلى تلامس الشعيرات الشفوية مع الطعام . وشعرات الشفة أكثر حساسية من شعرات الرسغ وبالتالى فهى أقدر على تمييز المادة (التى ربما تكون غير مناسبه) التى توجد بتركيز منخفض جداً لتنبيه شعيرات الرسغ ، وإذا ما كانت مناسبة فان الفصوص الشفوية تمتد وتنبة مباشرة الشعيرات الحسية الوتدية *interpseudotracheal,* معطية تأكيدا نهائيا على مدى ملاءمة الطعام لها . واستمرار التنبية العصبى مهم لاستمرار التغذية . عادة ما تستجيب حشرة ما للمواد ايجابياً فى غذائها العادى ولكن ليس المهم أن يكون ذو



شكل (١٨ ــ ١): العلاقة بين عدد ذرات الكربون فى الكحولات المختلفة والتركيزات المطلوبة لاحداث رفض بواسطة ٥٠٪ من الذباب المختبر التركيزات أقل أسفل الرسم البيانى (دتيير ١٩٦٣)

قيمة غذائية للحشرة فذبابة الكاليفورا *Calliphora* مثلاً تتقبل السيلوبيوز *Cellobiose* رغم أنه ليس له أى قيمة غذائية بالنسبة لها .

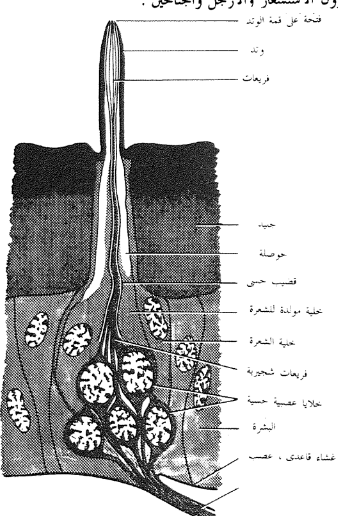
والمستقبلات الحسية للكيماويات بالملامسة قد تكون مهمة فى التحكم فى وضع البيض . مثلاً الجراد *Locusta* الذى يضع البيض فى الرمل الرطب حيث أنه يحفر ثقبا بنهاية البطن ، يمكنه تمييز الأملاح الغير معدنية المختلفة ، فى فإذا كان تركيز الملح مرتفعاً فى الرمل فان الحشرة تسحب البطن بدون وضع البيض . وكلما زاد تركيز الأملاح كلما كان المكان مرفوضاً كمكان لوضع البيض . ومستقبلات الحس الكيماوية على آلة وضع البيض مهمة كذلك فى الحشرات المتطفلة .

١٨ - ٣ أعضاء الحس الكيماوية العادية Common chemical sense

تستجيب الحشرات من خلال أعضاء الحس الكيماوية للتركيزات العالية من المثبطات مثل الأمونيا وكلورين

والزيوت الضرورية لاحداث تفاعل للهرب . ومن طبيعة الحس أن الشعيرات الحسية التى بها تشعر بالوسط المحيط حيث تكون منتشرة على جميع سطح جسم الحشرة وحتى لو أذيلت جميع المستقبلات الشمية .

والمستقبلات الخاصة بتمييز المواد المهيجة غير معروفة بالتأكيد ، ولكن من المفترض أنه فى النطاطات مثلا تكون الشعيرات الوترية (مخروطية القاعدة رقيقة الجدار) مهمة فى هذه الحالة . وهذه الشعرات طولها حوالى ٥٠ ميكرون ، وتكون مستوية فى القمة التى تمتد منها القضبان الحسية لأسفل خلال الوتد الحسي وتنتهى مباشرة أعلى من مستوى الخلايا الحسية (شكل ١٨ - ٢) ويكون القضيب الحسى مغلفاً جزئياً بالخلية المولدة للشعرة التى تكون الوتر والقضيب الحس عند الانسلاخ وتنسحب الخلية المولدة للشعرة تدريجياً من الوتد ، ويكون تجويفها مملوءاً بسائل يحتوى على فقاقيع يمتد لأسفل بين الخلية المولدة للشعرة وخلية الشعرة ويتحد مع كل وتد من ١ - ٤ من الخلايا العصبية ثنائية القطب بزوائدها الشجيرية التى تمتد فى القضيب الحسى وتمتد لقمة الوتد ، وتنتهى هذه بفتحة تصل إلى حوالى ميكرون فى القطر ، وعلى ذلك فى هذه النقطة تكون نهايات الفريعات الشجيرية معرضة للجو وتلك الشعيرات الحسية سميكة الجدار مخروطية القاعدة منتشرة على الجسم ، وقد تكون موجودة بكثرة على الملامس الشفوية وقرون الاستشعار والأرجل والجناحين .



شكل (١٨ - ٢) : رسم تخطيطى لوتد حسى مخروطى القاعدة سميك الجدار فى النقاط (عن سلفر وآخرين ١٩٥٧) .



القسم الخامس
الدم ، الهرمونات والفرمونات
The blood, hormones and pheromones

الفصل التاسع عشر

الجهاز الدوري

THE CIRCULATORY SYSTEM

تحتوي الحشرات على جهاز دوري مفتوح ويتم دوران الدم فيه عن طريق نشاط الوعاء الظهري الطولى والذى يتكون من قلب خلفي والأوطى الأمامية وعندما تنبسط عضلات القلب فإن الدم يمر إلى داخله خلال فتحات ذات صمامات بينما فى حاله إنقباض القلب والذي يكون من الخلف للأمام فإن الدم يُضخ من الخلف إلى الأمام ثم إلى الخارج عبر الأورطى . وهناك غشاء رقيق عضلى (حجاب حاجز) diaphragm يفصل القلب عن معظم فراغ الجسم بينما فى بعض الحشرات نجد بها غشاء آخر بطني يفصل الحبل العصبى عن فراغ الجسم وهذين الغشائين هما والأعضاء النابضة المرتبطة بالزوائد يكملون عمل أو نشاط الوعاء الظهرى .

ويختلف عدد مرات إنقباض القلب تبعا لاختلاف النوع وحتى داخل النوع فإن هناك إختلافات على حسب الاطوار المختلفة وكذلك على حسب الحاله الفسيولوجية للحشرة الواحدة ، وفى بعض الأحيان يبدأ انقباض القلب من الأمام بدلا من الخلف .

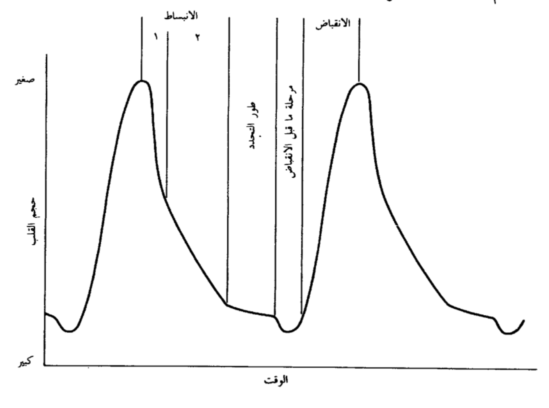
وفى بعض الحشرات يكون نشاط القلب تحت تأثير النشاط العضلى فقط myogenic ولكن فى معظم الحشرات فإن هذا النشاط يكون غير معروف هل عضلي أم عصبى Neurogenic . والنشاطات الخارجية أو العرضية للحشرة قد تؤثر فى عدد مرات إنقباض القلب وذلك عن طريق إفراز هورمون من غده الكوبس كارديا كم ..

١٩ ـــ ١ معدل نبض القلب Rate af heartbeat

يختلف عدد إنقباضات القلب فى وحدة الزمن إختلافات واسعة ، فهذا المعدل يكون بين ١٤ نبضة . فى الدقيقة كما هو الحال فى يرقة الـ *Lucnus* و ١٥٠ نبضة/ دقيقة كما فى حشرة *Compodea* ، وعلى وجه العموم فإن معدل نبض القلب يكون أعلى فى حالة الأعمار اليرقية الصغيرة عنه فى الأعمار اليرقية الكبيرة ، كما أنه يتوقف على العمر داخل الطور اليرق الواحد حيث يصبح معدل نبض القلب أقل ما يمكن قبل عملية الانسلاخ مباشرة . وفى يرقة *Sphinx* فإن هذا المعدل ينخفض من ٨٠ نبضه/ ق فى العمر اليرقى الأول إلى أقل من ٥٠ نبضه / ق فى العمر اليرقى الخامس ، وقبل الانسلاخ مباشرة فإن هذا المعدل ينخفض إلى ٣٠ نبضه / ق أما فى طور العذراء فيكون ٢٢ نبضه / ق . والقلب فى العذراء الحديثة لحشرة بعوض الأنوفيليس قد يتوقف تماما عن الانقباض فى بعض الأحيان أما

فى حالة العذارء المتقدمة فى العمر لنفس الحشرة فلم يسجل لها أى إنقباض للقلب . ومعدل نبض القلب يكون أسرع فى حالة الحشرات البالغة عنه فى الحشرات الغير بالغة فقد وجد أن معدل النبض فى حشرة الأنوفيليس الكاملة يكون ١٥٠ نبضه/ ق بالمقارنة بـ ١٠٠ – ١٣٠ نبضه/ ق فى حالة يرقة نفس الحشرة . وهناك عوامل أخرى تؤثر فى معدل نبض القلب فدرجات الحرارة العالية ونشاط الحشرة يعملان على زيادة ذلك المعدل ، بينما نجد أن الحركات العنيفة للقناة الهضمية قد تؤدى إلى تقليله أو قد تعمل بعض الأحيان على توقف نبض القلب لفترات قصيرة . وعلى وجه العموم فإن القلب يتوقف عن الانقباض فى درجات الحرارة الأقل من ١ – ٥° م وكذلك عند درجات الحرارة الأكثر من ٤٥ – ٥٠° م ولكن قد يكون من الملفت للنظر أن قلب الصرصور قد إستمر الانقباض بعد وضع الحشرة فى حمام ثلجى .

وقد يخضع القلب لدورات إنقلابية أو إنعكاسية حيث يبدأ الانقباض من الأمام ثم يتحرك للخلف ، ويحدث ذلك على وجه الخصوص فى الأعمار اليرقية المتأخرة والعذارى والحشرات الكاملة . وفى إناث بعوض الأنوفيليس فإن ٣١٪ من الانقباض تبدأ من مقدمة القلب ، وغالبا ما يكون معدل ضربات القلب منخفضا أثناء تلك الفترات الانعكاسية . وفى أثناء إنعكاس ضربات القلب فإن الدم يجبر على الخروج من الفتحات الجانبية البطنية حيث سجل ذلك العالم Nutting فى حشرة الحفار سنة ١٩٥١ .

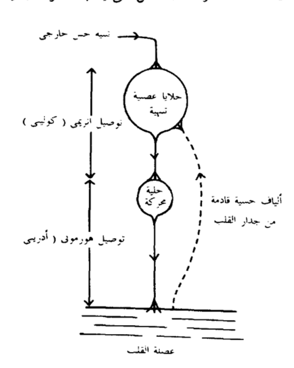


شكل (١٩ ــ ١): التغيرات فى حجم قطاعات القلب أثناء النبضات مستدل عليها بالرسم الميكانيكى
١ – المرحلة الأولى فى الانبساط تكون نتيجة لمطاطية جدار القلب
٢ – المرحلة الثانية فى الانبساط تكون نتيجة لانقباض العضلات الجناحية .

١٩ - ١ - ١ التحكم فى نبض القلب

فى بعض الأحيان لا يكون قلب الحشرات متصلا بأى أعصاب وعليه فإن إنقباضات القلب فى هذه الحالات تكون إنقباضات عضلية myogenic ، وعندما يكون هناك إمداد عصبى متصلا بالقلب فإنه يكون فى هذه الحالة غير واضح ما إذا كان إنقباض القلب عضليا أم عصبيا neurogenic ، وقد يحدث فى عدد من الحشرات أن القلب يستمر فى الانقباض بعد إزالة جميع التوصيلات التى تربط بينه وبين جميع أجزاء الجهاز العصبى وفى هذه الحالة فإن من المقترح أن يكون نبض القلب عضليا ولكن من المحتمل فى هذه الحالات ومقرر عقد عصبية ذاتية أو حقيقية على القلب أو قريبة من كما هو الحال فى الحشرات التابعة لجنس *Periplaneta* .

وقد خَلُص العالم Krijgsman سنة ١٩٥٢ أن عضلة القلب فى الحشرات تنقبض عضليا ولكن غالبا ما يكون هناك إشارات تنبيهية العصبية ، والخلايا العصبية المنبهة لها خواص كولينية Cholinergic و تأثيرها يكون عن طريق ألياف محركة Motor Fibers ذات خواص أدرينية adrenergic Proprties . ومن جهة أخرى فإن الخلية العصبية المنبهة قد يتم تنبيهها خارجيا وتختلف الإشارات التنبيهية الخارجة منها على حسب التنبية الحسى الداخل إليها إما من ألياف حسية خارجية أو حتى من إلياف حسية قادمة إليها من القلب نفسه (شكل ١٩ - ٢) . وعندما يكون إنقباض القلب إنقباضا عضليا خالصا (أى دون أى تدخل عصبى) فإن نشاطه قد يبدأ تحت تأثير إنقباض العضلات الجناحية كما هو الحال فى يرقة الهاموش ولكن ذلك ليس قاعدة عامة فى جميع الحالات لأنه وجد أن القلب يستمر فى الانقباض فى حالة تقطيع جميع العضلات الجناحية وقد اقترح العالم Wilde (١٩٤٧) أن القلب فى الحشرات التابعة لرتبة حرشفية الأجنحة هو الذى يعمل على إستهلال أو تنبيه إنقباض العضلات الجناحية .



شكل (١٩ ـــ ١) : رسم تخطيطى للتحكم العصبى المحتمل فى ميكانيكية إنقباض القلب .

ولقد وجد أن هناك مادة تفرز من غدة الكوربس كارديآكم فى الهيمولمف وهذه المادة تعمل على زيادة سرعة ضربات القلب ، حيث أن إفراز هذه المادة يؤدى إلى إستهلاك أو بدء نشاط خلايا حول القلب والتى تصبح كبيره فى الحجم ويتكون فيها فجوات وهذه الخلايا تنتج مادة ثانية والتى تؤثر على عضلات القلب ، وقد أمكن التعرف على إفراز المادة الأولى من غدة الكوربس كارديآكم فى الصرصور عند التغذية على الجلوكوز ، فعندما تبتلع الحشرة الطعام فإنه يمر على خلايا حسية بالشفة مما يؤدى إلى تنبيهها حيث تخرج منها إشارات معينة إلى غدة الكوربس كارديآكم عن طريق المخ والعقدة العصبية الأمامية . وليس هناك براهين على أن هذا الدور الذى تلعبه خلايا حول القلب يعتبر ظاهرة عامة بينما توجد بعض الأدلة التى تثبت أن الهورمونات قد تؤثر مباشرة على القلب .

وإنقباض القلب قد يبدأ من أى جزء من أجزائه ولكن فى الأحوال الطبيعية فإن الانقباض يبدأ من الخلف ثم يستمر إلى الأمام على شكل موجة . واتجاه الانقباض فى القلب قد يمكن ارجاعه إلى توزيعات ضغط الدم فإذا ما كان ضغط الدم فى مقدم القلب عاليا بدرجة كبيرة فإن ذلك يعمل على إنعكاس إتجاه ضربات القلب ويؤيد هذا الاقتراح اتجاه ضربات القلب بعد استئصال جزء منه بالعرض (عرضيا) ، كما أن من المحتمل أن سيادة أو إنتشار ضربات القلب العكسية فى طور العذراء يكون مرجعة إلى إنسداد الفتحات الجانبية البطنية **excurrent ostia** بواسطة الأجسام الدهنية الموجودة بوفرة فى هذا الطور وكذلك بواسطة الأنسجة المتحللة الموجودة فى هذا الوقت ، وفى حشرة الأنوفيليس فإن اتجاه ضربات القلب يكون مرتبطا فى بعض الأحيان مع حركات التهوية فى بطن الحشرة ، فإذا كانت حركات التهوية تبدأ من الخلف فإن ضربات القلب تكون أمامية أما إذا كانت تهوية البطن أمامية فإن ضربات القلب تبدأ من الخلف للأمام ، وهذه التغيرات ربما تكون تبعا لاختلافات ضغط الدم .

وهناك إقتراح بديل آخر ومفاده أن اتجاه ضربات القلب قد يتوقف على مدى توفر الأكسجين ، ففى حالة عدم توافر امدادات كافيه من هذا الغاز فإن معدل نبض القلب يقل بدرجة كبيرة مما يعطى دلالة على أن القلب يحتاج إلى إمدادات كافية من الأكسجين لكى يتمكن من العمل بصورة طبيعية . ويرقات دودة الحرير يكون القلب فيها مغذى بنظام قصبى هوائى (قصبات هوائية) فى الجزء الخلفى منه أكثر من الجزء الأمامى وعلى ذلك فإن الجزء الخلفى من القلب يصله إمدادات من الأكسجين أكثر من الجزء الأمامى مما ينتج عنه أن إنقباض القلب يبدأ من الخلف إلى الأمام ، وإذا ما كانت الثغور التنفسية الخلفية منطبقة أو مقفلة فينشأ عن ذلك نقص فى الامداد بالأكسجين فى الجزء الخلفى للقلب مما يعمل على إنعكاس اتجاه ضربات القلب حيث يكون الجزء الأمامى منه فى هذه الحالة يمد بكمية أكبر من الأكسجين . وفى طور العذارء فإن القلب كله يكون فقيرا فى احتوائه على القصبات الهوائية وعلى ذلك فإن معدل النبض يكون قليلا كما أن اتجاه ضربات القلب يكون عكسيا ، بينما فى الحشرات الكاملة فإن القلب يتصل به عدد وافر من القصبات الهوائية سواء فى الجزء الأمامى منه أو فى الجزء الخلفى مما يجعل معدل النبض أسرع .

الفصل العشرون

الهيموليمف

THE HAEMOLYMPH —

يتكون دم الحشرات أو الهيموليمف من سائل بلازمى تنتشر فيه خلايا ذا أنوية ، ويتواجد فى الهيموليمف عدة أنواع مختلفة من الخلايا والتى يختلف عددها أختلافا ملحوظا وقد يكون منشأ هذا الاختلاف راجع إلى تغير فى أعداد الخلايا الموجودة ولكن فى بعض الأحيان الأخرى قد يرجع هذا الاختلاف إلى ان تلك الخلايا تلتصق بأعداد كبيرة بالانسجة المختلفة . ووظيفة هذه الخلايا قد تكون إبتلاعية وكذلك إلتئام الجروح ووريا التخزين وكذلك بعض عمليات التمثيل الغذائى الوسطية .

وقد تكون لخلايا الدم دور فى تكوين الانسجة الضامه ولكن فى حالات عديدة أن يتكون النسيج الضام من خلايا أنسجة أخرى . ووظيفة هذه الأنسجة الضامه هو تدعيم وربط الأنسجة مع بعضها وفى هذا المجال فإن الجهاز القصبى (القصبات الهوائية) ربما يلعب دوار مهما فى هذه العملية . ومن المحتمل أيضا أن بعض هذه الأنسجة الضامة تعمل على توجيه الافرازات من مكان إفرازها إلى المكان الذى تؤثر فيه .

وقد يختلف حجم الدم فى المراحل المختلفة من دورة الحياة وذلك تبعا للحالة الفسيولوجية للحشرة . ويحتوى السائل البلازمى على أيونات غير عضوية والذى ربما كان الصوديوم والكلوريد من أهمهم ولكن الحشرات تختلف عن الحيوانات الأخرى فى أن الأيونات الأخرى ربما تكون موجودة فى دمها بتركيزات عالية عن أيونى الصوديوم والكلوريد . وتتواجد المواد العضوية فى البلازما ففى الحشرات الراقية نجد أن الأحماض الأمينية تساهم مساهمه واضحة فى الضغط الاسموزى الكلى للهيموليمف . وتكون البروتينات موجودة كذلك ويختلف تركيزها فى الهيموليمف تبعا لا ختلاف طور الحشرة وعمرها .

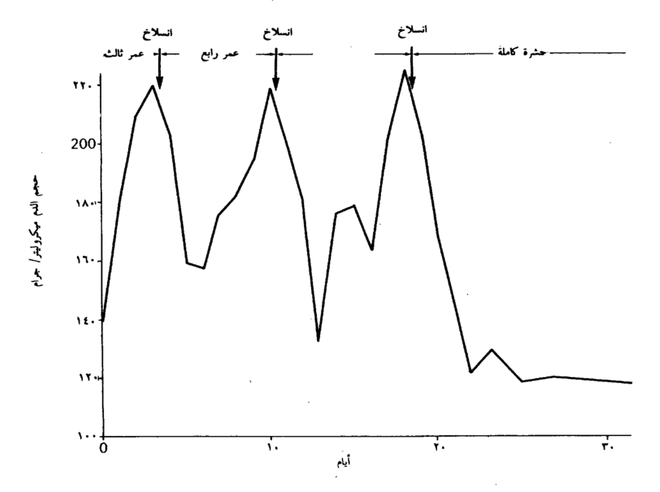
وسائل البلازما يعتبر مبدئيا كوسيلة لتوصيل المواد إلى أعضاء الجسم المختلفة ولو أنه قد يلعب دورا أقل أهمية فى عملية التنفس . كما أنه يعمل كمخزن لبعض المواد كالسكريات والبروتينات بينما الماء الموجود به يكون إحتياطيا للمحافظة على سوائل الأنسجة . والضغط الهيدروستاتيكى للهيموليمف له أهمية كبيرة فى حركة اليرقات الرخوه وكذلك فى التمدد بعد الانسلاخ وبعض العمليات الأخرى .

٢٠ - ١ البلازما Plasma

٢٠ - ١ - ١ حجم الدم

إن حوالى ٩٠٪ من دم الحشرات عبارة عن ماء ولكن حجم هذا الماء لا يكون ثابتا ، فقبل الانسلاخ مباشرة

يزداد حجم الماء وذلك نظرا لقلة إفراز الماء وكذلك كنتيجة لطرد الماء من الأنسجة وبعد ذلك فإن حجم الماء فى الدم يتناقص ثانية (شكل ٢٠ – وذلك نظرا لاعادة الماء ثانية إلى الأنسجة يكون ضروريا لأن حجم الدم عندما يكون كبيرا أثناء فترات نشاط الحشرة يعيق حركة الأطراف حيث أنه يعمل على على إنتفاخ جسم الحشرة (Turgar pressure) .



شكل (٢٠ ـــ ١) : التغيرات فى حجم الدم أثناء دورة حياة الجراد

وهناك تغيرات قصيرة المدى تحدث فى حجم الدم وهناك دورة يومية لذلك مرتبطة بعادات التغذية فى الحشرة وكذلك تبعا لكمية البخر ، ولذا فإن الحشرات الكاملة من *Nomadacris* تحتوى على كمية قليلة من الدم أثناء إرتفاع درجة الحرارة بعد الظهر ولكن عند المساء وبعد التغذية فإن حجم الدم يزداد ويظل مرتفعا حتى الصباح التالى .

والدم يحتوى على مواد عضوية وأخرى غير عضوية تكون ذائبة فى البلازما .

٢٠ - ١ - ٢ المكونات الغير عضويه

أنيونات الكلوريد هى الأنيونات غير العضوية التى تكون متواجدة بكثرة فى دم الحشرات ، وتركيز الكلوريد يكون عاليا فى الحشرات عديمه التطور وكذلك فى الحشرات ناقصة التطور ولكنه يكون منخفضاً فى الحشرات الكاملة التطور حيث يُكوِّن أقل من ١٠٪ من تركيز الضغط الأسموزى بها . والأنيونات غير العضوية الأخرى الموجودة فى دم الحشرات هى الكربونات والفوسفات ولكنها تكون موجودة بكميات صغيرة والفوسفات له أهمية فى بعض الحشرات التابعة لرتبة حرشفية الأجنحة .

والصوديوم هو أهم الكاتيونات الموجودة فى الدم ولكن فى رتبتى حرشفية وغشائية الأجنحة وبعض أفراد رتبة غمدية الأجنحة يكون الصوديوم قليلا نسبيا ويساهم بحوالى ١٠٪ فقط فى تركيز الضغط الاسموزى الكلى (شكل ٢ ـــ ٤) وتركيز البوتاسيوم المطلق يكون عادة أقل من تركيز الصوديوم حيث يساهم بنسبة ٢ ـــ ١٠٪ من تركيز الضغط الاسموزى الكلى ولكن نسبة Na^+/K^+ تختلف إلى حد بعيد (أنظر جدول ٤) ، ففى حشرة الـ *petrobius* فإن Na^+/K^+ ٤٠ وفى رتب الرعاشات ومستقيمة الأجنحة وثنائية وبعض حشرات غمدية الأجنحة تكون نسبة الصوديوم إلى البوتاسيوم عالية نسبيا ولكن فى الحشرات نباتية التغذية من غمدية وغشائية وحرشفية الأجنحة تكون تلك النسبة أقل بكثير وربما تكون قيمتها أقل من واحد ، ويعتقد أن مجاميع الحشرات الأخيرة قد نشأت من أسبرمات تحتوى على كميات قليلة نسبيا من الصوديوم ، وتكيف الحشرة لنسبة Na^+/K^+ القليلة قد عمل على تقليل كمية الانتظام الضرورية لحفظ كميات كبيرة أو قليلة ثابتة فى الدم . وقد أشار العالم (Hoyle, (1954 إلى أن مستوى البوتاسيوم فى الدم يؤثر على نشاط الجراد فالمستوى المنخفض من البوتاسيوم يعمل على رفع القدرة الكامنة للعضلات أثناء الراحة (فترة الانبساط للعضلة) وكنتيجة لذلك فإن القدرة الحركية للعضلة الناتجة عن عملية التنبيه لها تكون أكبر وتزداد قدرة العضلة على الأنقباض ، وعلى ذلك فإن الحشرة تقفز قفزات أكبر منها فى حالة ارتفاع تركيز البوتاسيوم . وقد بين العالمان (Ellis and Hoyle, 1954) أن التغذية ترفع من مستوى البوتاسيوم فى الدم مما ينتج عنه حدوث فترة هدوء واضحة بعد الوجبة الغذائية التى تتناولها الحشرة . ولكن العالم Chapman, 1958 أوضح أن تركيز البوتاسيوم فى الدم يتأثر أكثر عن طريق التغير فى حجم الدم عنه فى حالة تناول الحشرة للغذاء . وتركيز البوتاسيوم يزداد بصورة واضحة قبل عملية الانسلاخ وربما يكون ذلك السبب وراء عدم النشاط الذى يحدث فى هذه الفترة .

وتركيز المغنسيوم فى الدم يكون غالبا مرتفعا ، وفى الحشرات آكلة النباتات يعكس ذلك إلى حد ما المستوى العالى من المغنسيوم فى الغذاء حيث أنه أحد مكونات مادة الكلوروفيل ، ففى حشرات رتبة حرشفية الأجنحة فإن مستوى المغنسيوم فى الدم ينخفض بصورة كبيرة عندما تتوقف اليرقات عن التغذية وذلك على الرغم من بقاء كمية محسوسة منه فى الدم ، وكل الحشرات عموما تعمل على تكثيف المغنسيوم فى دمها .

والكالسيوم عادة يكون أقل أهمية من العناصر المعدنية السابقة ولكنه أساسى لعملية إنقباض العضلات .

وفى العديد من الحشرات يكون تركيز الأيونات متساويا إلى حد ما فى كل من الطور اليرق والطور البالغ وذلك على الرغم من أن الحشرات الكاملة لرتبة حرشفية الأجنحة يكون المغنسيوم بها أقل منه فى حالة الطور اليرق (جدول ٧) . وهناك قدر قليل من المعلومات على أى حال متوفر حاليا عن الأطوار المختلفة للحشرات كاملة التطور . وفى

جدول (٧) : التركيزات (مللي مكافيء/ لتر) لمعظم الكاتيونات غير العضوية فى هيمولف جنسين مختلفين من الحشرات خلال مراحل التطور . (عن فلوركين ، جيني Florkin & Jeuniaux عام ١٩٦٤)

الحشر	الطور	الكاتيون Na^{+}	K^{+}	Ca^{++}	Mg^{++}
دودة القز *Bombyx*	اليرقة	١٥	٤٦	٢٤	١٠١
	العذراء*	١١	٤١	٢٤	٦٩
	العذراء	٢٢	٥٥	٢٩	٨٧
	الحشرة الكاملة	١٤	٣٦	١٤	٤٧
	اليرقة*	٢٦	٥٦	١٩	٢٤
الزنبور من جنس *Vespula*	اليرقة	٤٨	٤١	—	—
	العذراء	٢٣	٦١	١١	١٩
	الحشرة الكاملة*	٩٣	١٨	٢	٣
	الحشرة الكاملة	١٥٣	٢٢	٢	١

* التقدير بواسطة باحثين مختلفين .

حشرة الـ *Vespula* فإن التركيزات تختلف إختلافا ملحوظا بين الطور العذرى عنه فى الطور الكامل ، فتركيز الصوديوم يزداد بينما تركيزات العناصر الأخرى كلها تقل بدرجة ملحوظة

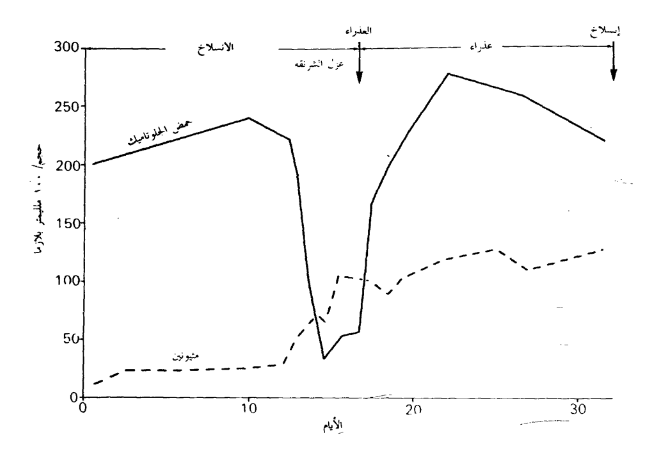
ويوجد كذلك فى الدم العناصر النادرة المختلفة ومن أهمها النحاس الذى يدخل فى تركيب التيروزين والحديد الذى يوجد فى السيتوكروم والزنك والمنجنيز .

ومن المحتمل أن العناصر المعدنية لا تتواجد بصورة كاملة فى الدم ولكنها تكون مرتبطة بصورة جزئية مع بعض المركبات العضوية المركبة . ففى *Antheraca* ليس هناك أدلة على وجود أى إرتباط للبوتاسيوم ولكن من ١٥ - ٢٠٪ من الكالسيوم والمغنسيوم يكون مرتبطا بالجزئيات الكبيرة .

٢٠ - ١ - ٣ المكونات العضوية

يتميز دم الحشرات بوجود تركيز عالى من الأحماض الأمنينة فى البلازما ، ومعظم الأحماض الأمينة المعروفة قد تم التعرف عليها فى الحشرات المختلفة ولكنها تختلف إختلافا كميا ووصفيا واضحا من نوع لآخر وكذلك تبعا لا ختلاف الطور داخل النوع الواحد ، كما وجد أن الأحماض الأمينة الموجودة فى الدم تعتمد إلى حد ما على الأحماض الأمينية المتوفرة فى غذاء الحشرة .

* تقديرات تمت بواسطة باحثين مختلفين



شكل (٢٠ ــ ٢) : التغيرات فى تركيز حمضين أمينيين أثناء تكون الشرنقة وتطور فى دورة الحرير . (حمض الجلوتاميك تدخل فى تكوين الحرير بينما الميثيونين ليس له دور فى ذلك) .

وعلى وجه العموم فإن رتب الحشرات الأقل تطورا تحتوى على عدد أقل من الأحماض الأمينية ؛ ومعظم الحشرات يحتوى الدم فيها على تركيزات عالية من الجلوتامين والذى يدخل فى تخليق حمض البوريك والبرولين وكذلك حمض أو أكثر من أحماض الأرجينين والليسين والهستدين ، والأحماض الأمينيته تكون ٣٥ - ٦٥٪ من النتروجين الغير بروتينى الموجود فى الدم .

وتركيز الأحماض الأحماض الأمينية قد يختلف فى المراحل المختلفة من دورة الحياة ، فالتيروزين على سبيل المثال يتراكم فى العادة قبل كل إنسلاخ ثم ينقص بعد الانسلاخ بصورة حادة حيث أنه يستخدم فى دبغ الجليد الجديد وإكسابه اللون الداكن ، وبالمثل ففى يرقات دودة الحريرة نجد أن الأحماض الأمينية التى تدخل فى تكوين خيوط الحرير مثل حمض الجلوتاميك والأسبارتيك تنقص كميتها بدرجة كبيرة أثناء غزل اليرقات للشرنقة ثم تزداد مرة ثانية بعد إتمام تلك العملية ، وبعض الأحماض الأمينية التى تدخل فى إنتاج الحرير مثل حمض الميثيونين تزداد أثناء تكون العذارء كنتيجة لتحلل أنسجة اليرقة . وفى بقة ***Rhodnius*** فإن تركيز الأحماض الأمينية فى الهيموليف يزداد

بعد التغذية ولكنه بعد ذلك يظل ثابتا خلال فترة الانسلاخ ، وعلى ما يبدو فإن إستهلاك الأحماض الأمينية فى هذه الحشرة يتم تعويضه بواسطة الهضم البطىء والمستمر لوجبة الدم التى تناولتها الحشرة وخزنتها فى أمعائها .

والمواد النتروجينية الغير بروتينية الأخرى فى البلازما تتواجد على صورة مركبات نهائية لتمثيل النتروجين ، فعادة ما يوجد حمض اليوريك وبالاضافة إلى ذلك يوجد حمض الألانتويك واليوريا والأمونيا . وبصرف النظر عن المركبات النهائية فإن السكريدات الأمينية والببتيدات تكون موجودة كذلك فى الدم والمركبات الأولى فى بعض الأحيان تكون حوالى نصف الكربوهيدرات فى الدم .

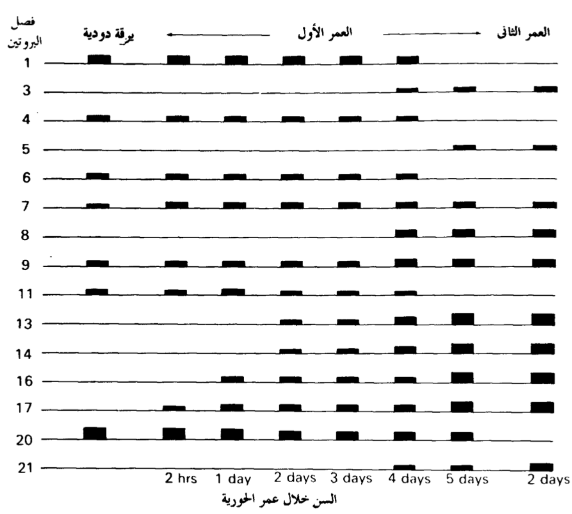
ويحتوى هيموليف الحشرات على العديد من البروتينات ، فقد تم فصل ١٩ نوعا من البروتينات من الدروسوفيلا و٢١ نوعا من الجراد ، وهذه البروتينات لا تتواجد كلها فى وقت واحد فى دم الحشرة ولكنها تكون متغيرة خلال دورة حياة الحشرة ، فعلى سبيل المثال فإن حورية من العمر الأول للجراد تخرج من البيضة ودمها يحتوى على سبعة أنواع من البروتينات المختلفة (شكل ٢٠ - ٣) وفى خلال يوم واحد أو يومين فإنه يتم تكوين بروتينات أخرى ويزداد تركيزها ولكن قبل نهاية العمر الأول لهذه الحورية فإن أربعة من البروتينات الأصلية تختفى ، وهذه البروتينات المختصية ربما تمثل المتبقى من بروتينات المح والتى يتم إستهلاكها . وهناك بروتينات أخرى تظهر وتصل إلى قمة تركيزها أثناء فترة الانسلاخ ثم تتلاشى ثانية .

وأهمية بروتينات الدم ليست واضحة تماما فى معظم الأحيان ، ففى الأعمار المبكرة ليرقات حشرة *Malacosoma* لم يتم فصل كل هذه البروتينات من الأنسجة ولكن فى بداية التعذير فإن تلك البروتينات يتم مرورها إلى الأجسام الدهنية بصورة إختيارية وبدرجات مختلفة وكذلك يتم إمتصاصها فى جدار القناة الهضمية الوسطية وفى عضلات القلب . وبالمثل فإنه يتم امتصاص بروتينات الهيموليف فى حشرة ***Hyalophora*** أثناء تطور العذراء الأنثى بصورة إختيارية بواسطة البويضات الناميه .

وعملية إمتصاص بروتينات الدم أثناء تكوين البيض وأثناء التشكل تكون تحت التحكم الهرمونى .

والبروتينات الأخرى التى لا تظهر فى الأنسجة قد يتم تكسيرها لتعمل كمصدر للأحماض الأمينية التى يتم إعادة تخليق بروتينات منها فى الأنسجة ، بينما قد يكون البعض الآخر منها إنزيمات . وقبل تكوين العذارء مباشرة فى ذبابة اللحم فإن إنزيم التيروزينيز يفرز من خلايا الدم إلى البلازما ، كما أن إنزيم التريهاليز والانزيمات الأخرى المحللة للكربوهيدارت وكذلك الانزيمات المختلفة تكون موجودة فى الدم ، وبعض هذه الأنزيمات ربما يتسرب إلى الدم من بعض الأنسجة المحيطة به .

والأحماض العضوية الغير أمينية قد تكون موجودة فى البلازما ، فالسترات تكون موجودة بتركيز عالى على الرغم من الاختلاف فى الكمية من نوع لآخر ، كما أن اليرقات تحتوى كميات أكبر منها عن الحشرات البالغة . وفى حشرة الدخان فإن مستوى السترات لا يتأثر بصوره كبيرة باختلاف الغذاء مما يحمل على الاعتقاد بأن هذا المركب يتم تخليقه داخل جسم الحشرة . وتركيز الفوسفات العضوية فى دم الحشرات يكون عادة مرتفع كذلك ففى حشرة ***Hyalophora*** فإن الألفاجليسروفوسفات والفوسفوكولين خاصة يساهمان فى ذلك .



شكل (٢٠ ــ ٣) : شكل توضيحى للفصل الكهربى مبينا البروتينات الموجودة فى هيمولف الجراد . مدى كثافة الصبغة للبروتينات والتى تعكس تركيز البروتينات قد مثلت بمدى عرض البروتين على الرسم .

يتميز دم الحشرات بوجود تركيز عالى من التريهالوز وهو سكر ثنائى غير مختزل ، والتريهالوز هو مصدر من مصادر الطاقة ومن أجل ذلك فإن مستواه ينقص فى الدم نتيجة للتجويع وكذلك نتيجة لنشاط الحشرة مثل الطيران ، ولكنه يزداد فى الدم عقب التغذية لأن السكريات الأخرى تتحول إلى سكر التريهالوز ، ويشذ النحل عن باقى الحشرات فى أنه يحتوى على الجلوكوز والفركتوز بتركيزات عالية فى الدم .

والحشرات التى تتحمل التجمد تحتوى على الجليسرول أو بعض المركبات المشابهة له عادة وفى بعض الأحيان يكون تركيزه عالى جدا فى الدم ، فمن المعروف أن الجليسرول يساعد على حفظ الأنسجة الحية فى درجات التجمد على الرغم من عدم معرفة ميكانيكية عمله .

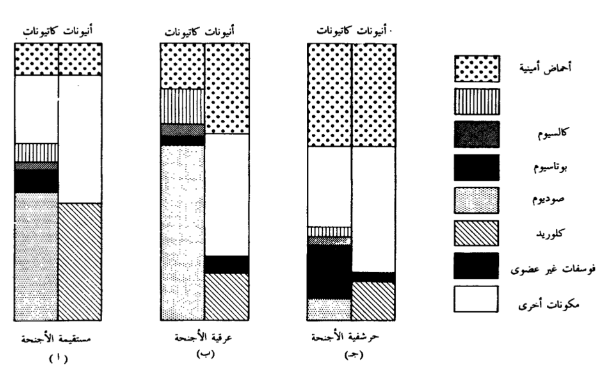
٢٠ - ١ - ٤ الإختلافات فى البلازما فى رتب الحشرات المختلفة

لقد قسم Sutcliffe سنة ١٩٦٣ بلازما الحشرات ذات التطور إلى ثلاثة مجاميع رئيسية :

١ – الصوديوم والكلوريد يكون مسئول عن معظم التركيز الاسموزى (شكل ٢٠ – ٤ ا) وربما يكون هذا النوع هو النوع الأساسى لدم الحشرات وهو مشابه لمعظم مفصليات الأرجل وهو ممثل فى رتب الرعاشات ومستقيمة الأجنحة ، Ephemeroptera ، Plecoptera ، Homoptera .

٢ – الكلوريد يكون منخفض نسبيا عن الصوديوم الذى يكون ٢١ – ٤٨٪ من التركيز الاسموزى الكلى (شكل ٢٠ – ٤ ب) ، والأحماض الأمينية تكون موجودة أيضا بتركيزات عالية وهذا النوع يوجد فى رتب Trichoptera ، Diptera ، Megaloptera ، Neuroptera ، Mecoptera ، وفى معظم غمدية الأجنحة .

٣ – الأحماض الأمينية تكون مسئولة عن حوالى ٤٠٪ من التركيز الاسموزى الكلى شكل ٢٠ ــ ٤ جـ وهناك عامل كبير غير معروف ولكن العوامل الأخرى لا يكون من بينها أى عامل يمثل أكثر من ١٠٪ من التركيز الاسموزى الكلى ، والدم فى كل من رتبتى حرشفية وغشائية الأجنحة ينتمى إلى هذا النوع .



شكل (٢٠ ــ ٤) : المكونات الاسموزية للدم فى المجاميع المختلفة للحشرات ممثلة كنسبة مئوية من التركيز الاسموزى الكلى (كل عمود رأسى يمثل ٥٠٪ من التركيز الكلى) .

٢٠ – ١ – ٥ الصبغات

بصرف النظر عن يرقات الهاموش التى يوجد بها الهيموجلوبين فى صورة محلول فى البلازما فإن الصبغات التنفسية لا توجد فى دم الحشرات ، ومع ذلك فإن الدم يأخذ ألوانا مختلفة تبعا للصبغات المختلفة . واللون الشائع فى

الدم هو اللون الأخضر نظرا لوجود الانسكتوفيردين insectoverdin وهى خليط من الكاروتينات والصبغات الصفراء وهذه المادة تكون موجودة فى الحشرات التابعة لرتبة حرشفية الأجنحة والجراد الانفرادى ولكن عند تجويع الجراد فإن هذه الصبغة تختفى نظرا لقدرة الحشرة على تمثيلها وفى الجراد التجمعى فإنه يحل محل هذه الصبغة صبغة أخرى تسمى الميزوبيليفردين الزرقاء Blue mesobiliverdin . وفى دم يرقات دورة الحرير فإن الكاروتين والزانثوفيل والريبوفلافين والفلافين تكون موجودة . وفى عذراء *Hyalophora* يوجد الالفاكاروتين والزانثينين والريبوفلافين والكلوروفيل . وفى دم المن فإن توجد عادة صبغة حمراء أرجوانية بكميات كبيرة تمثل أكثر من ٢٪ من وزن الجسم الطازج وهذه الصبغات عبارة عن بروتينات أمينية تنتمى إلى قسم من الصبغات والامينات توجد فقط فى أنواع تابعة لعائلة Aphididae وكذلك فى جنس *Adelges* .

٢٠ – ١ – ٦ خواص البلازما

الضغط الاسموزى Osmotic Pressure : على الرغم من أنه قد يوجد تنظيم نشط لحركة الماء بين الدم وسوائل الأنسجة فإن الضغط الاسموزى يؤثر ايضا فى تلك الحركة ولهذا السبب فإن الضغط الاسموزى للدم له أهمية فى التحكم فى المحتوى المائى للخلايا ، وعلى العموم فإنه من المعتقد أن الضغط الاسموزى للدم وسوائل الأنسجة فى الحشرات متشابهان إلى حد ما . وفى عديد من الحشرات فإن الضغط الاسموزى للدم يكون حوالى ٧ – ٨ ضغط جوى ولكن هذا الرقم يختلف تبعا لا ختلاف طور النمو فى الحشرة . وفى الحشرات الصحراوية فإن الضغط الاسموزى للدم يكون عالى (حوالى ١٢ ضغط جوى) .

درجة تركيز أيون الايدروجين النشط pH : فى معظم الحشرات يكون الدم فيها حامضى خفيف pH من ٦ – ٧ ولكن فى البعض الآخر فإن الـ pH يكون قلوى كما فى الهاموش فيكون من ٧ر٢ – ٧ر٧ ، وعادة ما يوجد إرتفاع خفيف فى درجة الـ pH أثناء الانسلاخ .

لا تعمل معظم الأنزيمات بكفاءة إلا فى حدود ضيقه من الـ pH ولذلك فإن ضبط درجة الـ pH يكون مهما لعمل تلك الانزيمات ، وأثناء النشاط العادى للحشرة فإن الدم يميل إلى الحموضة الواضحة نتيجة لانطلاق نواتج التمثيل الغذائى الحامضية بما فيها ثانى أكسيد الكربون ، وهذا الميل إلى الحموضة يتم معادلته بواسطة مواد موجودة فى الدم . والقدرة التعادلية للدم على منع التغير فى الـ pHتكون أقل ما يمكن فى الحدود الفسيولوجية الطبيعية ولكنها تزداد بصوره كبيرة فى كلا جانبى تلك الحدود . ولقد اقترح العالم Levenbook سنة ١٩٥٠ أن هذا التنظيم يكون مرتبطا بالتنفس القصبى ، فثانى أكسيد الكربون يمر من الأنسجة إلى القصبات الهوائية عن طريق الدم وعندما تكون الحشرة فى حالة نشاط فإنه يتراكم فى الدم وهذا التراكم يؤدى إلى فتح الثغور التنفسية وكذلك يؤدى إلى حدوث حركات التهوية التى تقوم بها الحشرة ولكن Co_2 ينتشر فقط ببطء من الدم إلى الحالة الغازية لعدم وجود انزيم الكاربونيك أنهيدريز الذى يساعد فى اتمام هذه العملية فى الحشرات . وهذا القصور فى النظام ممكن أن يؤدى إلى حدوث تغيرات كبيرة فى pH ولكن عند ما تزداد والمقدرة التعادلية للدم كنتيجة لحدوث إختلافات فى الـ pH عن المدى الطبيعى فإن هذه التغيرات فى درجة الحموضة تكون محدودة .

وفى الظروف الفسيولوجية الطبيعية تلعب البيكربونات والفوسفات دورا هاما فى تنظيم الـ pH ، وفى جانب الحموضة من هذا المدى لرقم الحموضة فإن مجاميع الكربوكسيل للأحماض العضوية مثل حمض الستريك هى التى تقوم بهذا العمل . أما فى حالة الجانب القلوى فإن مجاميع الأمينو فى الأحماض الأمينية المختلفة هى التى تقوم بتنظيم رقم الحموضة . والبروتينات لها فعل تنظيمى لمدى واسع من درجات أرقام الحموضة .

٢٠ - ١ - ٧ وظائف البلازما

السائل البلازمى يلعب دورا مهما فى نقل مختلف المواد إلى جميع إجزاء جسم الحشرة ، فالمواد الغذائية يتم حملها من القناة الهضمية والأنسجة التى تخزن فيها إلى الأماكن التى يتم تمثيلها فيها ، وكذلك يتم عن طريق البلازما نقل نواتج الاخراج من أماكن تكوينها إلى أنابيب ملبيجى هذا بالاضافة إلى نقل الهرمونات من الغدد الصماء إلى الأماكن التى تؤثر فيها . ليس للدم عادة أهمية كبيرة فى نقل الأكسجين إلى الأنسجة لأنه يتم تغذية تلك الأنسجة مباشرة بالأكسجين من القصبات الهوائية ، وعادة فإن الدم يحتوى على ثانى أكسيد الكربون بكميات كبيرة عن الأكسجين وذلك يعكس مقدرة Co_2 الجزئية على الذوبان فى الدم ، غير أن Co_2 الذائب لا يمثل أكثر من ٢٠٪ من كمية ثانى أكسيد الكربون الكلى فى الدم أما الجزء الباقى فانه يكون مرتبطا على هيئة إحدى الصور وعادة يكون مرتبطا على صورة بيكربونات ، والأكسجين يكون موجوداً فى الدم فى الصورة الذائبة فقط . ومقدرة الدم على ذوبان كميات كبيرة من Co_2 عن الأكسجين قد تكون لها أهمية فى عملية الانطلاق الدورى لثانى أكسيد الكربون التى تحدث فى بعض الحشرات (Buck, 1958) .

وتعمل البلازما كمخزن لبعض المواد على الرغم من أن ذلك يكون فى بعض الأحيان لفترات قصيرة نسبيا ، فالتريهالوز يخزن كمصدر للطاقة السريعة وعلى الرغم من أن الكميات المستهلكة منه يمكن تعويضها بسرعة نسبيا من الجسم الدهنى إلا أن الكميات الموجودة فعلا فى الدم منه تعتبر عاملا محددا للطيران فى حشرة الـ ***Phormia*** . وكذلك تخزن الأحماض الأمينية فى الدم لكى يتم تخليق البروتينات منها والتى تساهم على سبيل المثال فى تكوين المح ، كما أن التيروزين الذى يستخدم فى تكوين الكينون فى الجليد تزداد كميته فى الدم قبل الانسلاخ .

والمخزن المائى فى الحشرة له أهميته ، وعندما يتواجد هذا الماء فى البلازما فإن الحشرة تستطيع أن تحافظ على مستوى السوائل فى خلاياها فى حالة ما إذا كان الغذاء الذى تتناوله الحشرة جافا . كما أن الماء نفسه يعمل كهيكل هيدروستاتيكى وذلك عندما يكون الجليد رقيقا كما فى حالة عديد من اليرقات حيث يعمل الماء الموجودة داخل اليرقة على تدعيمها . وفى أثناء الانسلاخ تعمل الخواص الهيدروستاتيكية على توسيع وتمدد الأطراف وكذلك كيس المثانه الجبهية Ptilinam فى ذبابة الـ ***Cyclarrhophous*** بينما نجد أن كمية السائل الموجودة فى هذا الوقت يمكن أن تؤثر على الحجم النهائى للحشرة ، فحشرات ***Lucilia*** عندما تكون اليرقات محتواها الرطوبى عالى ينتج منها حشرات كاملة كبيرة الحجم ، كما أن حجم الأجنحة فى حشرات ***Orggia*** يكون كبيرا عندما تكون الحشرات الكاملة الخارجة من العذارء محتوية على حجم أكبر من الدم . وزيادة الضغط الهيدروستانيكى نتيجة للنشاط العضلى يكون هو المسئول أيضا عن قلب بعض الأعضاء بطنا لظهر مثل عضو التذكير (آلة السفاد) فى الذكور وكذلك الـ Osmeterium (وهى آلة دفاع لحمية ذات شوكتين تكون موجودة على الحلقة الصدرية الأولى فى اليرقات التابعة لعائلة Papilionidae) .

والادماء أو النزيف اللاإرادى يحدث أيضا فى الحشرات نتيجة للزيادة فى الضغط الهيدروستاتيكى ، وفى هذه الحالة فإن البلازما تُدفع خلال الأماكن الضعيفة أو خلال قنوات فى الجلد إلى سطح الجسم ، والأنواع التى تسلك هذا السلوك يحتوى دمها عادة على مواد طاردة أو لا زعة وعلى ذلك فإن هذه العملية تعتبر نوع من أنواع الحماية الذاتية للحشرة ، ففى النطاط من جنس ***Dictyohorus*** يكون دم الحشرة مختلطا بالهواء وعندما يُجبر على الخروج فإن يغطى جسم الحشرة بطبقة رغوية كريهة تعمل على حماية الحشرة من أعدائها ، وفى خنافس ***Timaracha*** فإن الدم الأحمر يجبر على الخروج من حول الفم ، وعلى العموم فإن الحشرة لا تفقد هذا الدم ولكن يتم سحب معظمة إلى داخل التجويف الدموى وذلك عندما يقل الضغط الداخلى .

الفصل الواحد والعشرون

الغدد الصماء والهرمونات

THE ENDOCRINE ORGANS AND HORMONES

تنتج الغدد الصماء هرمونات تنتقل عاده عن طريق الدم إلى الاعضاء المختلفة للجسم مؤديه إلى تنظيم نشاط الاعضاء المختلفة عن المدى الطويل ولذا فإن نظام الغدد الصماء يعتبر مكمل لعمل الجهاز العصبى .

والغدد الصماء نوعان : أولاهما الخلايا العصبية المفرزة فى الجهاز العصبى المركزي وثانيهما الغدد الصماء المتخصصة . والخلايا العصبية المفرزة والتى ربما تكون عبارة عن خلايا عصبية محركه محورة وتُكون إرتباط بين نظام الغدد الصماء والجهاز العصبى . وكلا النوعين السابقين ينتج هرمونات تنطلق بطريقة مباشرة أو غير مباشرة من أعضاء يتم تخزينها فيها إلى الدم ، وفى بعض الحالات الأخرى تنقل الهرمونات المنتجة من الخلايا العصبية المفرزة إلى العضو المؤثر فيه عن طريق المحور العصبى للخلية المفرزة للهرمون ، والتنبية العصبى يؤدى عموما إلى إنطلاق الهرمونات ، وفى بعض الحالات فإنه من المؤكد تماماً إن الهرمونات تؤثر مباشرة فى أنوية خلايا العضو المؤثر فيه لذا تحدث تغيرات مباشرة مناسبة لهذا التأثير ولكن في بعض الحالات يكون تأثير الهرمون غير مباشر .

والهرمونات فى بعض الحشرات كثيرة ومختلفة التأثير لدرجة أن الهرمونات التى تفرز من عضو واحد يمكن أن يكون لها تأثيرات مختلفة ، وتؤثر الهرمونات على عمليات الأنسلاخ والتطور وتكوين البيض والتغيرات فى اللون وتنظيم النشاط اليومى للحشرة ، (الجزء الأول من هذا الكتاب ص ٤٠٢) .

٢١ - ١ إنتشار الهرمونات Dispersal of hormones

تنتقل الهرمونات التى تفرز بواسطة الخلايا العصبية المفرزة عبر محاور تلك الخلايا نتيجة لتدفق السيتوبلازم داخل تلك المحاور أو أن هذه الهرمونات تنتقل خلال أنابيب دقيقة جدا تكون ممتدة بطول المحور العصبى للخلية العصبية المفرزة وبهذه الطريقة فإن الهرمونات قد تنقل مباشرة إلى العضو الذى سوف تؤثر فيه مباشرة أو أنه قد يتم إنتقال هذه الهرمونات فى النهاية إلى الدم .

وإنتقال الهرمونات المباشر خلال محاور الخلايا العصبيه يحدث فى المن ***Aphis*** وهاتين الخليتين العصبتيين لها محاور عصبية متفرعة تمتد إلى جميع أجزاء الجسم . وبالمثل فإن محاور الخلايا العصبية المفرزه فى حشره الـ ***Calliphora*** وفى حشرات أخرى تمر من غدة الكوربس كارديا كم إلى خلايا غشاء حول القلب **Pericardial Cells** وتتحكم الخلايا العصبية المفرزة الموجودة فى المخ فى غدتى الكوربس كارديا كم والكوربس ألآتم لتساعد أو سهل عملية نقل الهرمونات عبر محاور تلك الخلايا .

وعندما يتم إفراز الهرمونات فى الدم فإنه قد يتم إحتوائها داخل أعضاء دمويه عصبية خاصة أو قد لا يتم ذلك وعلى سبيل المثال فإن الكوربس كارديا كم تعمل على : إطلاق هرمون المخ وفى بعض الأحيان فإن هذا الهرمون يتم تخزينه فى الغده نفسها ، ووجود تلك الأعضاء التى تخزن الهرمونات فيها فى الدم قريبه من الأورطى يسهل عملية إنتقال الهرمونات . وفى الجانب الآخر ففى حشرة ***Nebria*** التابعة لرتبة غمدية الأجنحة فإن بعض المحاور العصبية لخلايا المخ المفرزة تنتهى بالقرب من النهاية الخلفية للأورطى وبالتالى فإن الافرازات فى هذه الحالة يتم إنتقالها بدون أى تدخل من غدة الكوربس كارديا كم . كما أن فى حالة بقة ***Rhodinus*** فإن الخلايا العصبية المفرزة الموجودة فى العقدة العصبية للصدر الأوسط يمر خلال محاور تلك الخلايا العصبية ثم ينطلق إلى الدم عن طريق تفريعات جانبية دقيقة متعددة لهذه المحاور ، وهذه التفرعات تكون متضخمة عند نهايتها وتنتهى بالقرب من أسفل الغلاف العصبى والذى قد يكون رقيقا فى هذه الأماكن عن الأماكن الأخرى ، ووجود عدد كبير من نهايات هذه التفرعات يسهل عمليه إطلاق الهرمون .

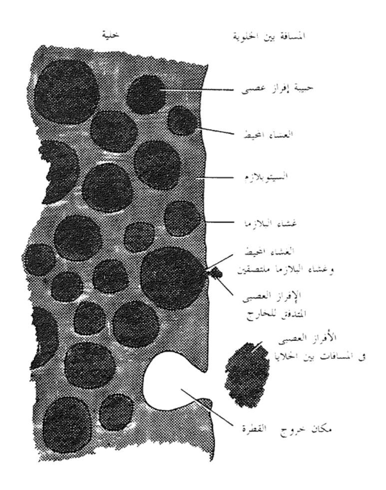
فى حشرة ***Calliphora*** فإن المناطق التى يعتقد أن الهرمون ينطلق منها إلى الدم تشبه مناطق إلتقاء النهايات العصبية Synapses ، وهذه المناطق تحتوى على مجاميع من الحويصلات الصغيرة وكذلك مادة إلكترونية كثيفة تكون قريبة من الغشاء البلازمى وذلك فى الأماكن التى يكون فيها هذا الغشاء مفصولا عن الدم بواسطة الغشاء القاعدى فقط أو فى الأماكن التى تكون فيها غشاء البلازما ملاصقا لغشاء آخر من نفس نوعه لخلية أخرى . والحويصلات تكون أصغر بكثير من الحبيبات العصبية المفرزة والتى تكون مرتبطة معها ، وهذه المجاميع من الحويصلات تم التعرف عليها داخل غدة الكوربس كارديا كم وكذلك على سطحها الخارجى وكذلك لو حظت فى المحاور العصبية المارة بين غدتى الكوربس كارديا كم والكوربس ألا تم وكذلك فى المحاور العصبية الموجودة على جدار القلب ، وقد اقترح أن بعض مناطق إطلاق الهرمونات تكون دائمة وبعضها الآخر يكون مؤقت أو مرحلى .

وميكانيكية تحرر الهرمون من هذه المواضع غير معروفة . من المعروف أن المحاور العصبية للخلايا العصبية المفرزة فى بعض الحيوانات يقوم بتوصيل الاشارات العصبية ومن المحتمل أن نفس الشىء قد ينطبق على الخلايا العصبية المفرزة فى الحشرات . وقد اقترح أن وصول إشارة عصبية قد يؤدى إلى إطلاق أو تحرير الحويصلات الصغيرة المحتوية على الهرمون والتى تكون متاخمة لغشاء البلازما وذلك مثلما يحدث عند إنطلاق الحويصلات المحتوية على الأستيل كولين فى التشابكات العصبية نتيجة وصول إشارة عصبية معينة خلال عصب نموذجى ، وبالاضافة إلى ذلك فإن الفعل التنبهى للاشارة العصبية فى الحالة الأولى يستمر لفترة أطول عنها فى لحالة الثانية وذلك مما يتيح وقت أطول لإنطلاق الهرمون .

وقد أقترح الباحثان Smith and Smith سنة ١٩٦٦ أن فى غدة الكوربس كارديا كم فى حشرة ***Carausius*** يتم إنطلاق إفرازاتها العصبيه مباشرة من الحبيبات العصبية وهذه الحبيبات تكون محاطة بغشاء وقد افترض أن هذا الغشاء يقترب من الغشاء البلازمى للخلية ويلتحم معه حيث يتم بعد ذلك إستبعاد محتويات تلك الحبيبات إلى خارج الخلية .

وهرمونات غدة الصدر الأمامى وغدة الكوربس ألا تم تنتج من خلايا غدية ويتم إطلاقها مباشرة إلى الدم .

وهناك رأى للباحث Witten سنة ١٩٦٤ وهو أن بعض الهرمونات تنتقل من الأعضاء التى تتكون فيها إلى الأعضاء التى سوف تؤثر فيها أو مكان إطلاقها فى قنوات موجودة داخل غشاء النسيج الضام ، فهناك على سبيل المثال قنوات فى الغشاء القاعدى للغدة الحلقية ليرقات ذبابة اللحم ***Sarcophaga*** وهذه القنوات تتصل بقنوات أخرى فى النسيج الضام مما يعمل على نقل الإفرازات من الغدة الحلقية إلى القلب مباشرة وكذلك إلى الدم وذلك فى الأماكن التى تنتشر فيها تلك القنوات .



شكل (٢١ — ١) : رسم تخطيطى يوضح الطريقة التى تخرج بها قطرات الأفراز العصبى لخارج الخلايا (عن سميث وسميث and smith Smith عام ١٩٦٦) .

٢١ ــ ٢ ميكانيكية فعل الهرمونات Mode of action of hormones

لم تعرف الطريقة التى تحدث بها الهرمونات تأثيرها . ولكن لوحظ أن هرمون (الأكديسون) يتجمع بسرعة فى أنويه الخلايا المسماه بخلايا البشره ومن المحتمل أن يكون تأثير الهرمون مباشراً على الأنوية . وقد لوحظ أنه فى الكروموسومات العملاقة فى يرقات حرشفية الأجنحة فإنه يحدث إنتفاخ مميز فى جزء من هذه الكرموسومات مما يوضح زيادة نشاط جينات معينة على هذه الكرموسومات وعندما تنسلخ يرقات حشرة *Chironamus* إلى عذارى فإن إنتفاخات جديدة على احدالكروموسوماتنظهر وتختفى إنتفاخات أخرى . وقد وجد أن حقن الاكديسون فى اليرقات بين الانسلاخات له نفس التأثير على الكروموسومات ويظهر أول انتفاخ فى خلال ١٥ دقيقة من حقن الهرمون ويصل أقصى حد الانتفاخ بعد ساعتين من حقن الهرمون وبعد مدة يظهر انتفاخ آخر ثم يمر يومين أو ثلاثة أيام ويظهر نظام مميز آخر من الانتفاخات . وقد ادى ذلك إلى الاستنتاج أن التغيرات البيوكيميائية فى الخلية والخاصة بوقت الانسلاخ تحدث بواسطة تنشيط مجموعة من الكروموسومات وإيقاف عمل الأخرى بوسطة الاكديسون .

وتحت الظروف العادية لا تنشط الجينات لتكوين الحامض النودى الريبوزى (RNA) لأن نشاط الجينات يثبط بواسطة عوامل تسمى مثبطات Repressor . ومن المحتمل أن تكون هذه العوامل هى البروتين المرتبط بالحامض النووى الديكس الريبوذى منقوص الاكسجين (DNA) وبالمسمى بالهستون . ووظيفة الهرمون فى هذه الحالة هى تحرير الجين من هذا المثبط حتى يتم إنتاج الحامض النووى الريبوذى المرسل(mRNA) الخاص بهذا الجين والذى يمر إلى السيتوبلازم ، ويتبع ذلك تخليق البروتين وتحرير الجين من المثبط وربما يحدث هذا عن طريق الفعل المباشر للهرمون على هذا المثبط أو بطريقة غير مباشرة عن طريق تغيير يحدثه للهرمون فى بيئة النواه الداخلية .

ومن المحتمل أن يتم هذا التغير فى البيئة عن طريقة نشاط مضخه الصوديوم والتى تتحكم فى نسبة الصوديوم/ بوتاسيوم فى السيتوبلازم وبالتالى يتأثر نظام الانتفاخ الذى يحدث فى الجينات نتيجة لهذا التغير . ولا يرجع كل نشاط الجنينات إلى الاكديسون أو إلى فعله المباشر ، حيث أن بعض الانتفاخات والتى تظهر فى مرحلة متأخرة فى نظام الانتفاخ الجينى المتتالى ليس لها علاقة بفترة الانسلاخات ، ونشاط هذه الجينات يعتمد على تخليق البروتين والذى يلى تنشيط الجينات الأولى .

ولفهم ذلك اقترح النظام التالى من الأحداث « التأثيرات » .

الاكديسون ← ؟ ← تنشيط جينات خاصة ← m RNA ← تخليق بروتين ← ؟ ← تنشيط جينات أكثر

وهرمون الشباب يلعب دوره أيضا على مستوى الخلية ، ولذا فإن الكمية الموجودة منه لها اهميتها . وقد أقترح ان يلعب دوراً كمياً فى عمليات البناء . والنظام الانزيمى فى الخلية يقدم أو يتخذ نظاماً لخواص معينه يؤدى لنمو أو تطور الخواص اليرقية فى وجود هرمون الشباب ، كذلك يتغير أو يتخذ هذا النظام سلوكاً آخر ؛ فى عدم وجود هرمون الشباب يؤدى إلى ظهور الصفات الخاصة ببلوغ النضج فى الحشرات . وقد أقترح ويجلزوورث أن هرمون الشباب ربما يكون تأثيره عن طريق عمله كمرافق انزيمى يؤدى لنشاط الانزيمات المسئولة عن الخواص اليافعية أو يعمل على التأثير بطريقة متخصصة على النفاذية مما يؤدى إلى وصول الانزيمات بطريقة ما إلى مواقع نشاطها . وربما

كطريقة بديلة للتصور السابق فإنه يعمل مباشرة على النواة مما يعدل من تأثير فعل هرمون الاكديسون . والتصور الأخير اقترح نظراً لأن حشره الهاموش *Chironomus* اثناء انسلاخها اليرقى تنشط وتنتفخ مجموعتين من الجينات سواء فى مرحله الانتقال من يرقة إلى عذراءأو من يرقه إلى يرقة ولكن فى حاله الانتقال من يرقه إلى عذراء فإن يحدث إنتفاخ لمجموعة مختلفة بالاضافة إلى المجموعة السابقة وربما يكون غياب هرمون الشباب فى هذه الفترة هو السبب فى ذلك . وسواء عملت الهرمونات عن طريق الجينات أو عن طريق آخر فإنه غالبا إن لم يكن دائما يحدث تخليق البروتين .

فمثلا الاكديسون يكون البادىء فى عملية تخليق انزيم دوبا ديكربوكسيليز من مكوناته البسيطه كذلك ينشط الانزيم الذى يعمل على تخليق انزيم الفينول اكسيديز من إنزيمه الاول (Pro- enzyme) لذا تتكون الانزيمات الاساسية لعملية دبغ الكيوتيكل وفى حالات أخرى وجد أن الهرمانات تكون مسئوله مباشرة عن تنشيط انزيمات الفوسفوربليز .

٢١ - ٣ تركيب الهرمونات Structure of hormones

يعتقد أن هرمون المخ عباره عن ماده ليبديه بينما يعتبره البعض ببتيداً (جلبرت ١٩٦٤) والافراز العصبى للفقاريات عبارة عن بوليبتيد مع بروتين ذو جزئي كبير والذى يعمل كحامل . والأكديسون عباره عن ستيرويد له التركيب التالى .

والاكديسون المستخلص من حشره دوره الحرير *Bombyx* يمكن فصله إلى ٥ مركبات كل منها له نشاط فعال كمنبه أو بادىء لعملية الانسلاخ . والحشرات غير قادرة على تخليق الاستيرويدات ومن المحتمل لذلك أن يخلق الاكديسون من الكوليسترول أو من استيرويدات مشابه تحصل عليها الحشرة فى غذائها .

وهرمون الشباب عبارة عن دهن غير ستيرويدى . وهناك مركبات مختلفة تعطى نفس التأثير الذى يعطيه هرمون الشاب وأحسن ، مثال لهذه المركبات هو التربيب Farnesol . والفارنيسول يوجد فى الحشرات ويبدو أنه هرمون الشباب أو يشتق منه .

٢١ - ٤ الهرمونات ووظائفها Hormones and their functions

٢١ - ٤ - ١ النمو والانسلاخ

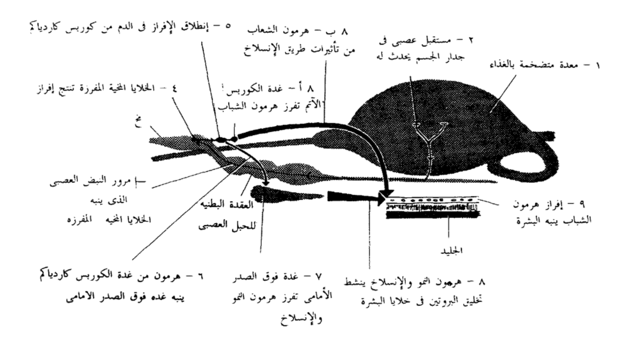
يعتبر النمو فى الحشرات محدوداً بسبب الجليد الصلب والذى يجب أن يزال من وقت لآخر إذا ما كان هناك نمو . لذا فإن النمو والانسلاخ عمليتان متلازمان يناقش موضوعهما سويا . فقبل عملية الانسلاخ تنشط خلايا البشرة وخلايا أخرى فى أنسجة معينه مثل عضلات الاسترنات البين حلقية Sternal intersgmental لحشرة *Rhodnius* . فتكبر انويتها ويزيد الحامض النووى الريبوزى (RNA) فى السيتوبلازم وتزيد الميتوكوندريا فى الحجم والعدد . وهذه التغيرات الناتجة بينها توافق فى كل الجسم بواسطة هورمون يقوم فى نفس الوقت بتنشيط الخلايا لتجهيزها للإنقسام . ويعتمد انقسام الخليه المجهزة للإنقسام على بيئة الخلايا ولكن الهرمون لا يسبب انقسامها .

وكثير من الأبحاث التى اجريت فى مجال الهرمونات اجريت على البقة الماصة *Rhodnius* ومن طبيعة هذه الحشرة أنها تتناول وجبة واحدة فى كل عمر من أعمارها ، وهذه الوجبة تؤدى إلى إتساع البطن وتمددها فتحدث التغيرات التى ستذكر فيما بعد وذلك بعد فترة ٦ ساعات من الوجبه ثم تنسلخ الحشرة بعد ١٥ يوماً . وتبدأ التغييرات بافراز من الخلية المخية الوسطية المفرزة ويمر ذلك الافراز إلى غده الكوربس كاردياكم ثم ينطلق إلى الدم . وهذا الافراز يحث غده الصدر الاماميه على إنتاج هرمون الانسلاخ « الإكديسون » والذى يؤدى إلى حدوث تغيرات فى الخلايا المرتبطة بعملية الانسلاخ . والعامل المخى ليس له مجرد تأثير مبدئ بسيط على غده الصدر الاماميه ولكن وجوده ضرورى لمدة ٢٫٥ - ٣ أيام ليصل نشاط الغده مؤثرا ويحتمل أن يحتوى على مكونات أساسية هامه لفعل الاكديسون والفترة الذى يكون فيها هرمون المخ ضرورى الوجود تعرف بالفترة الحرجه - وإزالة هذا الهرمون (مثلا بقطع رأس الحشرة) فى هذه الفترة يؤدى إلى فشل عمليه الانسلاخ وعلى العكس إذا إزيلت الرأس بعد الفترة الحرجه فإن ذلك لا يؤدى إلى تثبيط أو فشل عمليه الانسلاخ . وما يحدث فى الحشره السابقه من احداث متتاليه يحدث ما يشابهه عموما فى الحشرات الأخرى وفى البقة الماصة للدماء يحدث الافراز للعامل المخى نتيجة لاتساع البطن الذى يحدث عقب عملية التغذية - هذا الاتساع فى البطن يحفز مستقبلات فى جدار البطن وهذه المستقبلات تحفز الخلايا العصبية المفرزة عن طريق اتصالها بالحبل العصبى . وفى نفس الوقت فإن نبضات تبلغ سرعتها ٣ نبضات/ ثانية تصل عبر العصب السابق الذكر إلى غدهالكوربوربا كارياكمفتؤدى إلى إطلاق أو إفراز ماده إفرازية عصبية .

وفى الحشرات التى تتغذى بصورة مستمره فإن الموقف لا يكون بنفس الصوره السابقه التى ذكرت فى حشرة *Rodnius* - فمثلا فى الجراد تؤدى التغذية إلى تنبيه مستقبلات بلعوميه خاصه بجدار البلعوم مما يؤدى إلى انطلاق هرمون المخ . وهذا يحدث خلال العمر الحشرى ولكن انتاج هرمون الانسلاخ لا يبدأ فى ذلك الوقت وربما يرجع ذلك إلى عدم حساسية غدة الصدر الاماميه كما أن هرمون المخ يمثل فى عمليات التمثيل الغذائى ، وفى فتره نهاية العمر الحشرى تقف الحشرة عن التغذية ولكن حركه المعى الاماميه تظل مستمره ، وهذا الاستمرار يرجع أولا إلى خلوها من الغذاء وبعد ذلك فى وقت الانسلاخ تكون استمراريه الحركه ترجع إلى إبتلاع الهواء . وحيث إن هذه الحركة

تؤدى إلى الافراز المستمر للافرازات المخيه العصبيه ، وحيث إن فى هذه الفترة لا يوجد غذاء تمثيله فلا يلزم هذا الافراز لعمليه التمثيل فيتراكم الافراز العصبى مما يؤدى إلى بدأ عمليه الانسلاخ .

ولا يعنى ما سبق أن هذه العمليه التى تؤدى إلى افراز هرمون المخ ضروريه بصفة عامه فى كل الحشرات وبإستثناء السمك الفضبى Thysanura فإن الحشرات البالغه لا تنسلخ كما أن غدة الصدر الاماميه تضمحل ، ففى حشره *Rhodnius* تبدأ عمليه تحلل هذه الغدة خلال ٢٤ ساعه من الانسلاخ الاخير وتتحلل نهائيا خلال ٤٨ ساعه وتأخذ بقيه الحشرات فترة أطول من ذلك . وعند الانسلاخ إلى مرحله البلوغ الحشرى فإن الغدة تستقبل منبهات هرمونية تسبب تحللها ولكن هذه التنبهات يكون لها تأثيرها إذا مرت الغده بمرحلة أو دورة انسلاخ فى غياب هرمون الشباب ، وبمعنى آخر فإن الغدة نفسها يجب أن تدخل نوعاً من التشكيل .



شكل (٢١ ــ ٢) : رسم توضيحى للأحداث المتلاحقة التى تؤدى إلى تنبيه البشرة والإنسلاخ فى حشرة *Rhodnius* . وفى الإنسلاخ الأخير المؤدى إلى الطور اليافع ، يكون هرمون الشباب غائبا .

٢١ ــ ٤ ــ ٢ الشكل فى الحشرات

فى الحشرات التى يكون تطورها من النوع الناقص التطور Hemimetabola مثل الرعاشات والتى تتحور فيها الحوريات للانتقال من البيئة الارضية إلى البيئة المائيه والتى تؤدى فيها الانسلاخ إلى طور مشابه – كما يمكنها الدخول فى تغيرات كامله فى شكل الجسم وذلك يكون اساسا فى صورة اكتمال نمو الاجنحه لتعطى الحشرة الكامله . ويعتبر ويجلسورث أن التطور المتتابع لطور اليرقة والتشكيل الاخير للحشرة البالغه نوعين متميزين من التشكل أو التميز . ويتم النوع الأول فى وجود هرمون الشباب عن مدار حياة الطور اليرقى وعند الإنتقال من الطور اليرقى إلى الطور

الكامل يختفى هرمون الشباب والذى يعمل على بقاء الطور اليرق والتمييز فى الصفات اليرقية يحدث بسرعة معينه لكى تحدث التغيرات المتتالية من الانسلاخات والمتحكم فيها بواسطة إفراز هرمون الانسلاخ ثم فى وقت محدود بكمية محدودة من هرمون الإنسلاخ . ويعتبر البعض أن التطور يكون ناتجا من الكميات التى تقل بإستمرار من هرمون الشباب . وبالرغم من زيادة غدة الكوربس الآتم فى الحجم خلال العمر اليرقى فإن كميه الهرمونات تقل نظراً لأن معدل نمو الغده خلال الاعمار اليرقية يتم بمعدل ابطأ من عملية نمو جسم اليرقات ويختلف التطور إلى مرحلة البلوغ عن التطور فى الاطوار اليرقية من حيث أن التطور إلى مرحلة البلوغ يتم فى غياب هرمون الشباب ولذا كان الاستنتاج بأن هرمون الشباب يعمل على تعديل استجابه الخلايا موضع التأثير لتفاعلها مع هرمون الانسلاخ .

وقد وضع التصور التالى – فى حاله هرمون الشباب فإنه ينشط مجموعه معينه من الجينات الخاصه ظهور الصفات اليرقيه بينما فى غيابه تنشط مجموعه أخرى من الجنيات مسئوله عن ظهزر الصفات للحشره البالغه لذا فقد اقترح أن هرمون الشباب فى حد ذاته ليس له تأثير مباشر .

وفى حشرات تامه التطور يكون الوضع مماثلا عدا أن هناك تأثير وسطى لهرمون الشباب يعمل كمنشط كمجموعة ثانية من الجينات والتى تكون مسئولة عن الصفات الوراثية . ويتم الانسلاخ الاخير إلى الطور الكامل فى غياب هرمون الشباب تماما ولكن لم يعرف السبب فى أن غدة الكوربس الاتم توقف إنتاجه فى هذا الوقت . وعملية إنتاج وإيقاف هرمون مسباب لا تعتبر ليست مستقله بذاتها حيث وجد تجريبيا أن الأفراز لا يتم لعدد معين من الحشرات التى يحدث فيها الانسلاخ ثم يتوقف . وتنتج غده الكوربس الآتم فى الحشرات البالغه إيضا هرمون الشباب ولا يتوقف انتاج هذا الهرمون الا فى الطور اليرقى الاخير . وقد اقترح أن الجهاز العصبى يؤثر على الكوربس الآتم فى آوقات آخرى فأن الخلايا العصبيه المفرزة فى المخ هى التى تحث على إنتاج الهرمون .

ويعتقد نوفاك Novak (١٩٦٦) أن هرمون الشباب لا يختفى تماما فى أى مرحله . ولكن يحدث النمو اليرقى وتظهر الصفات الوراثية عند تركيزات معينه من الهرمون تزيد عن قيمة محدودة وتدخل غدة الكوربس ألآتم فى دورة نمو فى كل من الاعمار ونظراً لصغر حجمها النسبى أو نقص معدل نموها النسبى فان التركيز الحرج يصل إلى قمته فى نهاية كل عمر مى الاعمار .

وأخيراً يصل تركيز الهرمون إلى الحد تحت الحرج ، وفى هذه الحاله يحدث التطور إلى الطور الكامل وطبقا لهذا التصور فإن الهرمون لا يقف إنتاجه ابداً وقد وجدت تجارب تؤيد هذا الاتجاه .

فإذا ازيلت غده الكوربس ألآتم اثناء المرحلة الحرجة لإ يقاف افراز هرمون الشباب فان الحشرات تدخل فى تطور مبكراً Precocious Metamorphosis فى الانسلاخ التالى . ويتوقف الشكل الناتج من الحشرات الكامله على مدى تجهيز الانسجه فى مرحلة الغده فمثلا الاجهزة التناسلية تنمو نمواً عاديا وفى حشرة ***Rhodinus*** فإن الاجنحه لا تتكون فى الحشرات البالغه والمتطورة نتيجه لازالة الغدة لان الخلايا المكونه للأجنحه تكون من القله بحيث لا تنتج اجنحه فى الحشرة البالغه . ويختلف مقدرته والاعضاء الأخرى على مقدرة تشكيلها وتركيبها فى الطور الكامل المبكر .

٢١ - ٤ - ٣ الوظائف الأخرى للهرمونات

التمثيل الغذائى Metabolism : غالبا ما يكون فعل الهرمونات مصحوبا بزيادة فى إستهلاك الأكسجين وذلك تبعا للزيادة فى عمليات التخليق . وفى بعض الحالات قد يكون تلك الزيادة فى إستهلاك الأكسجين راجعة إلى التأثير المباشر على عمليات الأكسدة الفوسفورية . وهورمون غده الكوربس الآتم عادة يكون له تأثير تنبيهى (تحفيزى) لعمليات التمثيل الغذائى الأساسية ، ففى خنافس *Leptinotarsa* عند إستئصال هذه الغده يؤدى ذلك إلى تحلل الاجسام العضلية Sarcosomes فى عضلات الطيران . ومن المعتقدة كذلك أن تأثير هورمون الانسلاخ قد ينبه التمثيل لبعض الغذاء للبروتينى . ففى حالة *Calliphora* والطور اليرقى لخنافس *Tenebrio* يكون هناك زيادة فى نشاط الانزيمات المحللة للبروتينات فى المعى الأوسط . التغذية وإنتاج الانزيمات يتأثرا مباشرة بهورمون يفرز من الخلايا العصبية المفرزة الوسيطة الموجودة فى المخ ، وهذا الهرمون يتم إنطلاقه عند تناول الحشرة للغذاء البروتينى ويكون تأثيره هو المساعدة فى زيادة هضم تلك البروتينات ومن ثم عمليات التمثيل الغذائى للبروتينات .

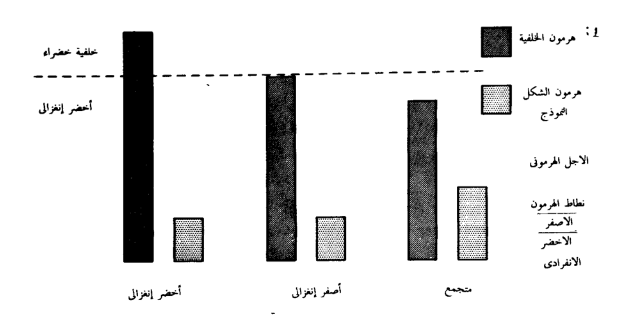
فى الجراد فإن هناك هورمون يفرز من الخلايا العصبية المفرزة فى المخ يتم إطلاقه عن طريق غدة الكوربس كاردياكم ، وهذا الهرمون يتحكم فى مستوى البروتينات فى دم الحشرة ، وفى حالة وجود الهورمون فإنه يتم تخليق البروتينات من الأحماض الأمينية الموجودة فى الدم مما يتبعه زيادة تركيز البروتينات فى الدم . أما فى حالة غياب الهورمون فإن تركيز البروتينات فى الدم ينخفض . وقد أشار العالمان Clarke and Gillett سنة ١٩٦٧ إلى أنه يحدث تخليق لبعض البروتينات فى الجراد من جنس *Locusta* وذلك حتى فى غياب الهورمونات وقد اقترح الباحثان أن الجينات المسئولة عن التحكم فى تخليق البروتينات تكون نشطه عادة على الرغم من الفعل التثبيطى عليها الناتج من نواتج التمثيل الغذائى لها ، وانطلاق الهورمون من غدة الكوربس كاردياكم يعمل على منع هذا التأثير التثبيطى وعلى ذلك فإن معدل تخليق البروتينات يكون أعلى فى هذه الحالة .

اللون وتغيره Colour and colour change : يكون لون حوريات الجراد الانفراديه أصفر أو أخضرا مع وجود أعداد قليلة من ذات النمط المركب بالنسبة للون ، أما الحوريات التجمعية فإن التلوين فيها يكون مركب أى تكون ذات لون أصفر مع وجود اللون الأسود فى نفس الوقت . وقد اقترح أن اللون فى الجراد يتم التحكم فيه عن طريق هورمونين أحدهما يكون مسئولا عن خلفية اللون ، فعندما يكون تركيز هذا الهورمون عالى فإنه ينتج لون أخضرا أما عندما يكون تركيزة منخفضا فإن لون الحشرة يكون أصفرا ، أما الهورمون الآخر فإنه يكون مسئول عن الانماط فى الحشرات حيث أن كمية الصبغه السوداء فى الحشرة تزداد بزيادة تركيز هذا الهورمون . وعلى ذلك فإن النوع الانفرادى من الحشرات عندما يكون لونه أخضر ينتج عندما يكون تركيز الهورمون المسئول عن خلفيه اللون عاليا وتركيز الهورمون المسئول عن النمط منخفضا ، أما النوع التجمعى من الحشرات فهو يتكون عندما يكون تركيز الهورمون الأول منخفضا وتركيز الهورمون الثانى عاليا .

ولقد أتضح أن غدتى الكوريس الأتم والصدر الأمامية هما المسئولتين عن هذه الاختلافات اللونية ، وعلى سبيل المثال فإن إستئصال جزء من غدة الصدر الأمامى من حوريات الجراد الخضراء اللون فى العمر الرابع الانفراديه قد أدى بتلك الحوريات عندما انسلخت إلى العمر الخامس إلى أن يكون بها مناطق كثيرة ذات لون أسود مع وجود

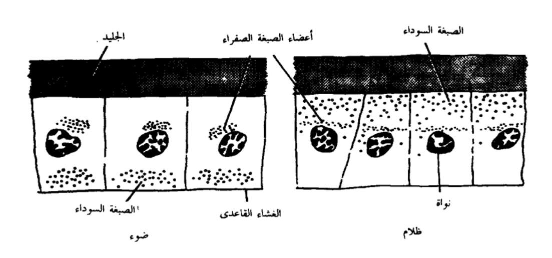
خلفية صفراء كريمية ، وذلك مما يدفع إلى الاعتقاد أن غدة الصدر الأمامى تتحكم فى تمثيل الصبغات ، كما تضبط كذلك تغيرات اللون مع الهورمون الآخر المقترح سابقا .

وتظهر الحشرات الأخرى إختلافات بيئية ، فعلى سبيل المثال فإن يرقات ***Acrida*** (من مستقيمة الأجنحة) تكون خضراء فى الأماكن ذات الرطوبة العالية بينما يكون لونها بنى فى الأجواء الجافه ، وهذه التغيرات يتم التحكم فيها بواسطة غدة الكوربس الآتم .



شكل (٢١ ــ ٣) : التركيزات المفترضة من الهرمون التى تتحكم فى اللون فى الأنواع المختلفة من يرقات الجراد (عن نيكرسون ١٩٥٦) .

والتغير الفسيولوجى للون الحشرة قد يرجع أيضا للنشاط الهورمونى ، فالأفراد البنية اللون لحشرات العضوية ***(Carausis)*** يتحول لونها إلى الأسود أثناء الليل وتستعيد اللون البنى ثانية فى ضوء النهار ، والتغير فى اللون يحدث نتيجة لتحركات حبيبات الصبغة فى خلايا البشرة وبخاصة من حركة الحبيبات الكبيرة التى تكون سوداء بنية اللون ، ففى الضوء تتركز هذه الحبيبات فى الأجزاء السلفية للخلايا أما أثناء الظلام فإنها تتحرك قريبا من سطح الخلايا وتكون فوق الصبغات الصفراء البرتقالية فى وسط العصبية المفرزة فى المح الثالث (**Tritocerebrum**) والتى تمر إلى الخلف عبر الحبل العصبى ليتم إطلاقها فى الهيمولمف ، ومعظم هذه الافرازات يتم إطلاقها من العقدة العصبية التحت مريئية . والكوربس كاردياكم أيضا تطلق مادة تسبب إنتقال الصبغات المتوسطة وذلك أثناء تطور تلك الصبغات المتوسطة ، وهذه المادة قد تكون مشتقة من إفراز المخ (شكل ٢١ – ٣) .

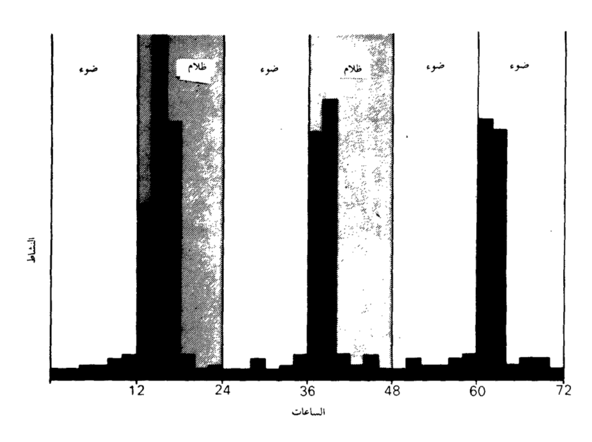


شكل (٢١ — ٤) : رسم توضيحى يبن صبغة الاعضاء الصفراء والسوداء فى البشرة لحشرة فى الضوء والضلام .

النشاط العصبى والسلوك Nervous activity and behaviour : توجد بعض البراهين على أن الهورمونات تؤثر فى مستوى النبضات العصبية التلقائية للجهاز العصبى المركزى وهذه النبضات تستمر فى الحدوث فى الحبل العصبى للصرصار عندما يتم فصله من الحشره ، ولكن إستئصال الكوربس كاردياكم قد عمل على تقليل هذا النشاط . وعند إستئصال هذه الغدة من الحشرة الكاملة تنتج عن ذلك قلة إنتظام أو تناسق الحشرة حيث أن الحشرة أصبحت تتحرك حركة واحدة بصفة مستمرة كأن تلف حول نفسها باستمرار ، وبالمثل فإن قدرة إناث الصراصير على استقبال المؤثرات ربما يتم التحكم فيها بواسطة الخلايا العصبية للمخ حيث أن إفرازتها من المفترض أنها تؤثر عن طريق الجهاز العصبى .

ومن جهة أخرى فقد وجد أن إستئصال الغدة من الجراد قد عمل على تقليل نشاط الحشرة ، ومن المحتمل أن غدة الكوربس الآتم عادة تنظم نشاط الجهاز العصبى وعلى ذلك فإن مختلف مظاهر السلوك فى الحشرة تتأثر بنزع هذه الغدة ، وقد أقترح بعض الباحثين أن عدم النشاط النسبى فى الجراد الانفرادى قد يكون سببه نشاط هورمونى ، فهورمون الانسلاخ يعمل على زيادة النبضات العصبية اللاإرادية فى الجهاز العصبى المركزى ، ولكنه بقلة تلك النبضات فإنها تعمل على تقليل نشاط الحشرة ، وذلك يؤيد الاقتراح الذى يقول أن الاختلافات الرئيسية بين المظهر التجمعى والمظهر الانفرادى ترجع إلى الاختلافات فى الطريقة التى يتم بها إستقبال الاشارات العصبية فى الجهاز العصبى المركزى وذلك كنتيجة لاختلاف التوازن الهورمونى . والتوازن الهرمونى نفسه يتأثر بواسطة أعضاء حسية حيث تزود مراكز معينه بالمخ بالمعلومات المطلوبة للحفاظ على مستوى الهورمون عند حد معين .

النشاط النهارى وايقاعاته Diurnal rhythms of activity : هناك العديد من الحشرات يكون لها أنماط متكررة من النشاط المؤقت ، ومن أجل ذلك فإن الجراد الصحراوى يكون نشط أثناء النهار ، وفى الغالب تكون الحشرات عديمة النشاط فى الليل ، بينما نجد أن العكس يحدث فى عديد من الحشرات حيث يكون نشاط الطيران فيها ليلى ، فالصراصير تكون نشطة بمجرد حلول الظلام ولكن المنبه الذى يعمل على بدء نشاط حشره ليس فقط مجرد التغير من الضوء إلى الظلام وذلك لأن قد وجد أن تظهر زيادة فى نشاطها قبل حلول الظلام مباشرة .



شكل (٢١ ــ ٥) : نشاط الصرصور الناتج من التبديل من الضوء أو الظلام ثم الاستمرار فى الضوء (هاركر ١٩٦٠) .

وفى بعض الحشرات مثل الجراد فإن نشاطها الدورى يختفى إذا وضعت الحشرة تحت ظروف ثابته من الضوء أو الاظلام ، فهذا النشاط الدورى يتم التحكم فيه مباشرة بواسطة عوامل بيئية خارجيه . وفى بعض الحالات الأخرى كما فى الصراصير فإن إيقاعات النشاط تستمر حتى وضعها تحت ظروف بيئية ثابته ، وفى هذه الحالة فان التحكم فى النشاط يكون داخلى حيث يكون هناك تغير فجائى فى العادة فى نشاط الحشرة الذى يحدث كل حوالى ٢٤ ساعة ، وفى هذه الحالة يتكون فى الحقيقة نتيجة للتداخل بين العوامل الخارجية والعوامل الداخلية (شكل ٢١ – ٥) .

وتوقيت النشاط فى الحشرات داخلية الايقاع يحدد مبدئيا بواسطة العوامل البيئية فى البعوض . وحشرات الدروسوفيلا لها إيقاع معين عند خروجها من العذارى حيث أنه فى هذه الحالة يكون وميض من الضوء ٠٠٥ ر من الثانية كافى ليعلب دورا هاما فى المحافظة على إستقرار الحالة الموجودة عليها الحشرة عند تنبيها بواسطة الضوء .

وعند ثبات ظروف الضوء فإن تغير درجة الحرارة يحدد المظهر الذى توجد عليه الحشرة سواء اكان نشاط أو عدم نشاط ، ومن المفترض أنه تحت ظروف الحقل فإن الحرارة والضوء وعوامل أخرى تتداخل فى هذه العملية .

وهناك جدل مثار حول الميكانيكية التى يتم عن طريقها التنظيم الدائم لنشاط الحشرة ، فهناك آراء ظهرت مبكراً مفادها – أنه يوجد نظام توقيتى يكمن فى الخلايا العصبية المفرزة ويتم إرسال أو إنتقال إشارات هذا النظام إلى جميع

إجزاء الجسم بواسطة الهورمونات ، ولكن البحوث الحديثة أثبتت أنه توجد أعصاب فى الفصوص البصرية Optic lobes تلعب دورا مهما فى هذه العملية وأن الاشارات أو التعليقات التى تحدد نشاط الحشرة يتم نقلها الكترونيا عن طريق الجهاز العصبى .

ويعتبر العالم Crobet سنة ١٩٦٦ أن التنظيم لايقاعات نشاط الحشرة ما هى إلا عملية تأقلم للظروف الخارجية حيث أن العوامل الطبيعة للبيئة يمكن تنبؤها أو توقعها ، وتظل تلك العوامل مناسبة لفترات طويلة كل يوم ، وعند إقتصار نشاط الحشرة على فترات معينة من اليوم فإن الايقاع يقلل تنافس العوامل الداخلية المسئولة عن التنظيم ، وعند الابتعاد عن خط الاستواء على أى حال فإن القدرة على التنبؤ بالجو تكون أقل وبالتالى فإن الظروف الجوية فى هذه الحالة من المفترض أن يكون تأثيرها محدود فى نشاط الحشرة ، وهنا فإن ضرورة الاستفادة القصوى من فترات الظروف الجوية المناسبة يمكن أن تنتهزها الحشرة وعموما فإن التنظيم الداخلى لنشاط الحشرة يكون قليل الحدوث فى هذه الحالة .

٢١ - ٤ - ٤ الهرمونات الجنسية

ليس هناك أدلة على ان الأعضاء التناسلية فى الحشرات تنتج الهرمونات التى تؤثر فى تحديد الصفات الثانوية ، ولكن هناك عدد قليل من الحالات التى يبدو فيها أن الهرمونات المفرزة من الأعضاء التناسلية تؤثر فى السلوك وبعض العمليات الفسيولوجية للحشرة ، فعلى سبيل المثال نزع المبيض من أنثى النطاط يؤدى إلى عدم مقدرة تلك الأنثى على الاستجابة لمغازلة الذكر ولكن عند حقن نفس الأنثى بدم أنثى عادية فإنها تستعيد تلك القدرة على الاستجابة لمغازلة الذكر ، وقد أفترض ان هناك عامل معين فى الدم يفرز بواسطة المبيض وهذا العامل هو المسئول عن تلك الاستجابة . وسلوك ذكور النطاطات لا يتأثر على أى حال بعد خصيها .

وهناك أدلة على وجود هورمون جنس فى عدد من الحشرات يتحكم فى غدة الكوربس الآتم ويأتى هذا الهرمون من البويضات الناضجة فى حشرات *Iphita* أما فى *Leucophaea* فإن مصدره هو الـ Ootheca ، وفى كلا الحالتين فإن التأثير الغير مباشر لهذا الهرمون على الكوربس الآتم يؤدى تثبيط عملية تكوين البويضات .

٢١ - ٤ - ٥ الهرمونات فى الأجنحة

فى حشرات الـ *Locustana* يتم التحكم فى الانسلاخ الجنين بنفس الطريقة التى تحدث فى الانسلاخ العادى بواسطة الخلايا العصبية المفرزة وغدة الصدر الأمامى ، ولكن يحدث إنقسام خلوى نشط فى البشرة مثل التكشف الكامل لغدة الصدر الأمامى ولهذا فإن العالم Jones سنة ١٩٥٦ قد اقترح أن هورمون غدة الصدر الأمامى مسئولة فقط عن سحب أو تخليص البشرة من الخلية ولكن وجود الهرمون ضرورى لا تمام عمليات التطور وتكشف الخلايا ، ونفس هذا الهرمون فى ذات الأقدام الجانبية Pleuropodia تعمل على افراز انزيمات المسئولة عن هضم الطبقة المصلية Serous قبل الخروج من البيض . وفى اجنه الصراصير فإن الخلايا العصبية المفرزة تبدأ فى الظهور من المخ قبل خروج الجنين من البيضة بحوالى ١٢ يوم مما يترتب عليه تراكم الافرازات فى تلك الخلايا فى مبدا الأمر ،

بعد ذلك يتم نقلها قبل خروج الجنين . وتتم دورة مشابهة لتلك العملية فى غدة الكوربس كاردياكم ، أما فى غده الكوربس الآتم فإن تراكم الافرازات العصبية فيها يكون فى ذروته عند خروج الجنين من البيض ، ثم يبدأ بعد ذلك فى التناقص فى اليرقة حديثه الفقس . إذاً فهناك طور من الافراز العصبى قبل خروج الجنين مما حدا إلى اقتراح بوجود بعض التشابه بين عملية الخروج من البيضة وعملية الانسلاخ .

٢١ - ٥ برغوث الأرنب والهرمونات The rabbit flea and hormones

لا تنضج مبايض براغيث الأرانب *pilopsyllys* إلا فى حالة تغذية الحشرة على أناث الأرانب الحوامل أو من حالة التغذية على الأرانب الصغيرة التى يقل عمرها عن أسبوع ، أما فى حالة تغذية الحشرة على أرنب فى أعمار أخرى غير المذكورة سابقا إن مبايض الاناث لا تنمو ، وهذا التأثير يرجع إلى عدة هرمونات تنتج بواسطة العائل أثناء الحمل وتؤثر فى البرغوث ، وأهم الهرمونات هى الكوريتيكوستيرويدات (Cortecosteroids) والتى تفرز من الغدة الكظرية وتدل على زيادة معدل التغذية . ويتأثر ذكر البرغوث كذلك على الرغم من أن الاسبرمات لا يتم التحكم فيها بواسطة هورمونات العائل .

ولا تميل البراغيث إلى التجمع على أنثى الأرانب الحوامل ولا تنفصل عنها إلى عائل آخر ولكن بعد عدة ساعات من ولادة الأرانب الصغيرة فإن البراغيث تصبح نشطة وتنتقل إلى تلك الأرانب حديثة الولادة ، وربما يرجع ذلك إلى تغيرات تحدث فى التوازن الهرمونى لأنثى العائل . وتتغذى البراغيث على الأرانب الصغيرة والتى تحتوى على تركيز عالى من الكورتيكوستيرون (Corecosterone) فى الدم ، وتتزواج الطفيليات وتضع البيض على الأرانب الصغيرة والتى تكون ملوثة بدم الآباء من البراغيث . وهذا الدم يعتبر مصدر هام للغذاء بالنسبة لليرقات وعندما يقل تركيز الهرمون فى العائل فإن البراغيث يتوقف عن وضع البيض وتنكمش المبايض حتى يجد الطفيل عائل آخر مناسب (أنثى أرنب حامل) .

واقترح العالم Mead- Briggs سنة ١٩٦٤ أن هورمونات الأرانب تؤدى إلى إفراز هرمون من الخلايا العصبية المفرزة فى مخ البرغوث ، وذلك الهورمون ينشط الكوربس الآتم وبالتالى ترسيب المح فى البويضات ، بينما يكون هناك فى نفس الوقت نشاط انزيمى مما يؤدى إلى وجود مواد غذائية وسطية والتى تكون لازمة لعملية تكوين البيض (Vitellogenesis) .

الفصل الثانى والعشرون

السكون

DIAPAUSE

إن من أهم وظائف الهورمونات هو التحكم فى التشكل فى الحشرات ، وعند تأخر الحشرة فى إنتاج هذه الهورمونات فإنه ينتج عن ذلك تأخير فى تطور هذه الحشرة ، وأثناء هذا التأخير فإن الحشرة أو جهازها التناسلى يظل ساكنا ، وهو النوع من السكون الذى يسمى Diapause ، وهو عبارة عن عملية تأقلم والتى تساعد الحشرة على احتمال الظروف المعاكسة لها بصورة منتظمة .

والسكون فى الحشرات عملية شائعة الحدوث فى المناطق المعتدلة ، وقد يحدث السكون بصورة إجبارية فى جميع أجيال الحشرة أو قد يحدث فقط كاستجابة للإشارات البيئية التى تسبق قدوم الظروف البيئية المعاكسة . وعادة ما يكون السكون مقصورا على طور واحد فى دورة الحياة ، ولكن من الشائع أن الطور الذى يسبق الطور الذى يحدث فيه السكون هو الذى يتلقى الاشارات البيئية التى تعمل على بدء التأخير فى التطور ، وكنتيجة لذلك فإن الحشرة تكون مستعده لزيادة مخزونها من المواد الغذائية وتصبح ساكنه قبل أن تصبح الظروف غير مناسبة لها . ولطول النهار أهمية خاصة كدلالة لموسم السكون ، وفى معظم الحشرات التى تعيش فى المناطق المعتدلة فإنه يمكن إحداث السكون فيها عن طريق التعرض للنهار القصير .

ويكون معدل التمثيل قليل جداً أثناء فترة السكون ، وقد يحدث بعض التغيرات البيوكيماوية ، وهذه التغيرات غير مألوفة فى بعض الحشرات ، أما فى الحشرات التى تحدث فيها تلك التغيرات فيكون ذلك تحت درجات الحرارة المنخفضة وهى تؤدى فى النهاية إلى إعادة تنشيط بعض الأنظمة فى جسم الحشرة مما يؤدى إلى استئناف الحشرة لنموها ، وفى فراشة دودة الحرير يكون تأخير تطور الحشرة ناتجا عن الهورمون المسبب للسكون .

٢٢ - ١ السكون وأهميته Diapause and its significance

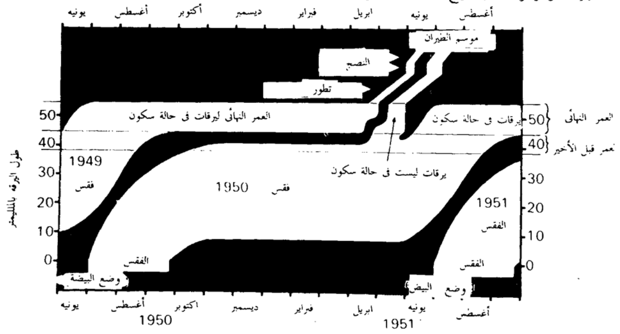
السكون هو تأخير فى تطور الحشرة ، وبالرغم من أن تأثيره فى العادة هو تسهيل أو المساعدة فى بقاء الحشرة أثناء فترات غير ملائمة ، فإنه لا يمكن إرجاعه مباشرة للظروف البيئية الغير ملائمة (المعاكسة) . والسكون هو ظاهرة تأقلمية ويمكن مقاومته (منع حدوثه) بالهجرة إلى خارج المكان ، وهو يساعد الحشرة على المعيشة فى المناطق وأثناء الفترات الغير مناسبة لها . وفى النوع الواحد قد يحدث السكون والهجرة معا فى نفس الوقت كما فى حشرة *Coccinella* والتى تهاجر فى فصل الشتاء قبل دخولها فى طور السكون ، لذا فإن السكون قد يختلف عن السبات Quiescence وهو عبارة عن حالة من تأخير تطور الحشرة والتى تعزى مباشرة إلى الظروف البيئية.

وفى المناطق المعتدلة يكون لطور السكون علاقة ببقاء الحشرة أثناء فصول الشتاء الباردة عندما يكون نمو الحشرة

العادى غير ممكن ، أما فى المناطق الاستوائية فإن السكون يساعد على بقاء الحشرة أثناء الفصول الجافة والتى تتميز بنقص الرطوبة والغذاء .

فالسكون إذن يؤدى إلى حدوث التزامن بين الأطوار النشطة للحشرة وبين الظروف الجوية الملائمة لها من درجة حرارة وغذاء . وإذا لم يحدث هذا السكون واستبدلته الحشرة بنوع من السبات (quiescence) فقط لمساعدتها على البقاء فإن أعداد كبيرة من الحشرة تهلك أو حتى ربما تموت جميع الحشرات ، وعلى سبيل المثال فإن النطاطات البريطانية تقضى فصل الشتاء على صورة بيض فى حالة من السكون ، ويوضع البيض إبتداء من شهر أغسطس حتى شهر أكتوبر ثم يدفن فى التربة حيث يعمل ذلك على حمايته من درجة الحرارة المنخفضة وكذلك من فقد الرطوبة ، وعندما تخرج اليرقات فى شهر مايو أو يوليه التالى تكون هناك كمية وافرة من الأعشاب وتكون درجة الحرارة ملائمة لنشاط ونمو الحشرة ، وفى حالة غياب طور السكون فإن بعض البيض قد يفقس فى الخريف ولكن هذا الفقس يتعرض إلى درجة حرارة أقل بكثير من درجة الحرارة اللازمة لنشاطة العادى مما يؤدى إلى موته .

ويؤدى السكون كذلك إلى خروج الحشرات الكاملة فى وقت واحد مما يعمل على تحسين أو زيادة فرصة تلاق الذكر والأنثى ، وحدوث التزواج ، وهذه العملية تكون ضرورية خاصة فى الحشرات التى تعيش لفترات طويلة مثل حشرة *Anax* ، فنمو الطور اليرقى لهذه الحشرة عادة ما يأخذ فترة تستمر لمدة عامين متتاليين (صيفين) ، وأثناء هذه الفترة تختلف المعدلات الفردية للنمو ، ومن أجل ذلك فإنه فى أى وقت يكون هناك إختلافات كبيرة بين أحجام اليرقات كما هو مبين فى شكل ٢٢ - ١ ، وهذا ربما يؤدى إلى خروج الحشرات الكاملة فى فترة زمنية طويلة ، ولكننا نجد أن أى يرقة تصل إلى عمرها الأخير بعد شهر مايو لا تتشكل مباشرة ولكنها بدلا من ذلك تظل فى حالة سكون حتى شهر إبريل التالى ، وعلى ذلك فإن اليرقات التى تدخل فى مرحلة العمر اليرقى الأخير ما بين شهرى يوليو وسبتمبر تخرج جميعها كحشرات كاملة فى وقت واحد .



شكل (٢٢ ـ ١) : دورة حياة حشرة *Anax imperaTOR* يبدو بها المدى البالغ الاتساع لأحجام اليرقات التى تتواجد فى أى وقت . وبالرغم من هذا فإن خروج الحشرة اليافعة يحدد بفترة قصيرة بسبب السكون فى الطور اليرقى . أفراد قليلة تدخل فى العمر اليرقى الأخير مبكرا خلال الموسم ولذا فهى تنمو دون أى سكون .

٢٢ - ٢ حدوث السكون Occurrence of diapause

معظم الحشرات التى تعيش فى المناطق المعتدلة (حيث تكون درجة الحرارة فى الشتاء أقل من الحد اللازم للنمو) قد تدخل فى حالة من السكون فى أحد المراحل من دورة حياتها ، ولكن حدوث السكون فى الحشرات التى تعيش المناطق الأدفأ يعتمد على قسوة الظروف البيئية المحيطة بالحشرة ،وكذلك على الظروف الموجودة فى الموطن الدقيق لها micro- habitat ، وهناك العديد من الحشرات الاستوائية التى لها القدرة على البقاء بدون الدخول فى طور السكون .

وفى معظم الحشرات التى تدخل فى طور السكون ، يكون هناك طور واحد هو الذى يدخل فى السكون ، على الرغم من أن هذا الطور قد يختلف فى الأنواع القريبة من بعضها تقسيميا ، فمثلا نجد أن كل من حشرة *Melanoplus differentialis* تدخل فى السكون فى مرحلة البيضة قبل عملية تكوين الجنين بينما نجد أن حشرة النطاط القريبة لها تقسيميا وهى *M. mexicanus* تدخل فى السكون فى مرحلة البيضة كذلك ولكن بعد أن يكون قد إكتمل تكوين الجنين . وعادة ما يكون السكون فى الطور اليرقى مقتصراً على العمر اليرقى الأخير كما فى حشرة *Saturnia* بينما نجد أن السكون فى الطور الكامل يحدث فى أنواع فردية فى معظم الرتب الحشرية وبخاصة فى رتبتى غمدية الأجنحة Coleoptera ومختلفة الأجنحه Heteroptera .

فى بعض الأحيان تدخل الأفراد فى جميع الأجيال للنوع الواحد فى طور السكون ، وهذا يسمى سكون إجبارى ونتيجة لذلك فإنه يكون هناك جيل واحد عادة كل سنة ، ومثال ذلك بيض حشرة *Orgjia* حيث يوضع ذلك البيض فى نهاية الصيف والخريف ويظل فى حالة سكون فلا يفقس قبل حلول مايو من العام المقبل ، ويكون هناك جيل واحد من الحشرات الكاملة الطائرة من يوليه حتى اكتوبر . وقد يحدث فى أنواع أخرى من الحشرات أن بعض الأجيال لا تدخل جميع أفرادها فى مرحلة السكون ، بينما فى بعض الأجيال الأخرى قد يدخل جزء من الأفراد أو الأفراد كلها فى السكون ، وهذا ما يسمى بالسكون الاختيارى وكقاعدة يكون هناك جيلين أو أكثر كل سنة . والسكون الاختيارى يكون أكثر ملائمة فى المناطق التى تتميز بوجود فصول طويلة Long developmental seasons حيث يساعد ذلك الحشرة على الاستفادة المثلى أو الاستخدام الأمثل للوقت المتاح . وإذا كانت الفصول قصيرة فإنه قد لا يكون هناك وقت متاح لإكمال الجيل الثانى ويكون السكون الاجبارى مفيداً فى هذه الحالة .

٢٢ - ٣ بدء السكون Initiation of diapause

تقوم معظم الحشرات بتخزين كميات إضافية من المواد الغذائية فى الأجسام الدهنية قبل أن تبدأ فى الدخول فى مرحلة السكون ، ويحدث ذلك بينما تكون الظروف السائدة مازالت ملائمة لتطور الحشرة ، وفى الحشرات التى تخضع للسكون الإجبارى فإن بداية السكون فى طور معين يتم تحديدها وراثيا ، ولكن فى الحشرات التى يكون فيها السكون إختياريا فإنه من الواضح أن التغيرات فى التمثيل الغذائى لها تحدث عن طريق بعض الاشارات من البيئية والتى تدل على حلول الظروف البيئة الغير مناسبة .

ولقد أثبتت الاعمال التجريبية على أى حال أن الفرق بين السكون الاجبارى والسكون الاختيارى ينحصر فى درجة واحدة فقط ، فالحشرات إجبارية السكون (والتى يبدو فيها أن السكون يكون إستجابة لمدى واسع من العوامل البيئية حيث أنها تخضع باستمرار للسكون) وجد أنها يمكنها تجنب الدخول فى مرحلة السكون عند

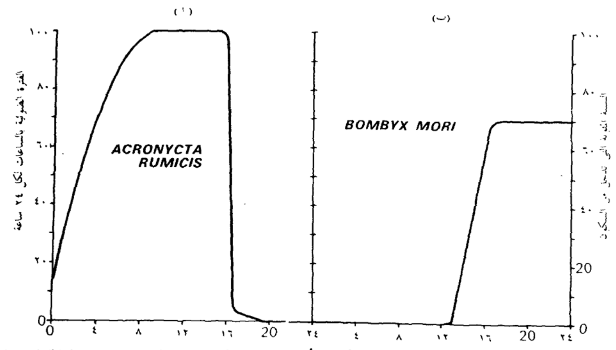
تعرضها لظروف قاسية من المعمل ، وعلى العكس من ذلك فبالرغم من أن السكون الاختيارى يمكن التحكم فيه بدرجة كبيرة بواسطةالعوامل البيئية فإن السلالات المختلفة للنوع الواحد قد تصبح مميزة وراثيا فيما يتصل بالسكون ، وعلى ذلك فإن السلوك بتلك السلالات لا يمكن تمييزه والمثل الواضح على ذلك هو دودة الحرير *B. mori* حيث توجد سلالة من هذه الحشرة لا تدخل فى سكون بينما هناك سلالة تدخل سكونا ولها جيل واحد فى السنة وأخرى تسكن ولها جيلين ورابعة لها أربعة أجيال وكل من السلالات السابقة تستجيب بدرجات متفاوته للعوامل البيئية .

ويتكامل تأثير هذه الظواهر الخارجية والداخلية عن طريق الجهاز العصبى الذى يتحكم فى نشاط النظام العصبى الإفرازى .

ويعتبر طول النهار أو الفترة الضوئية هو المؤشر الثابت الذى يعول عليه فى الفصول المختلفة وكذلك تعتبر العلاقة المهمة التى تنبه بدء السكون ، وهناك مؤشرات أخرى محتملة مثل درجة الحرارة والغذاء وكذلك عمر الأبوين .

٢٢ - ٣ - ١ الفترة الضوئية

خارج نطاق المدار بين الاستوائيين يكون النهار طويلا فى الصيف وقصيرا فى الشتاء مع الزيادة أو النقص فى طول النهار فى الربيع والخريف . وعندما يكون النهار قصيراً نسبيا فى الخريف يكون ذلك بشيرا بقرب الشتاء وذلك يعمل على تنبية بداية السكون فى العديد من أنواع الحشرات . فعذارى *Acronycta* على سبيل المثال لا تدخل فى مرحلة السكون إذا كان طول النهار فى أثناء فترة الطور اليرقى يزيد على ١٦ ساعة ولكنها تدخل فى السكون إذا كان طول النهار أقل من ١٦ ساعة (شكل ٢٢ - ١٢) . وفى إنجلترا يزيد طول النهار على ١٦ ساعة لعدة أسابيع فى

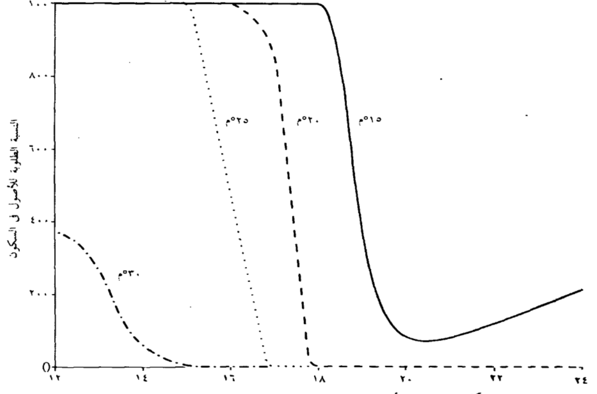


شكل (٢٢ ــ ٢) : تأثير الفترة الضوئية على حدوث السكون فى (أ) حشرة *Acronycta* على درجة ٢٧ ــ ٢٨° م ، (ب) السلالة الثنائية الجيل bivoltime من دودة الحرير على ١٥° م .

منتصف الصيف ولهذا فإن اليرقات التى تجتاز تلك المرحلة الحساسة تتطور بدون الدخول فى مرحلة السكون . والحشرات الكاملة الناتجة من العذارى الساكنة فى الشتاء تخرج فى مايو ويونيو ويولية ولذا فإن السواد الأعظم من الخلفة الناتجة عنها لا تتأثر ، كما تتأثر اليرقات التى تتعرض للنهار الطويل فى منتصف الصيف مما يؤدى إلى دخول العذارى فى مرحلة السكون وعدم خروج الجيل القادم من الحشرات الكاملة قبل أن يجىء العام التالى ، وعلى أى حال فإن عددا قليلا من اليرقات الناتجة من العذارى التى تتم تعذيرها مبكرا تنمو وتتطور بدون أى تأخير حيث ينتج جيل ثانى من الفراشات تخرج فى شهرى أغسطس وسبتمبر .

وهناك ردود فعل مشابهة تحدث فى عديد من الحشرات الأخرى فى المناطق المعتدلة حيث يكون هناك فترة ضوئية حرجة (طول نهار حرج) وأى تغيرات طفيفة حولها تحدث تغييرا كاملا فى نوع التطور ، والحشرات التى تنمو بدون سكون تحت ظروف النهار الطويل (الفترة الضوئية الطويلة) يمكن أن تسمى بحشرات النهار الطويل . Long- day insects

وتتداخل الفترة الضوئية مع درجة الحرارة ، وفى الحشرات ذات النهار الطويل يكون النهار الحرج – والذى أسفله يحدث السكون أطول غالبا فى درجات الحرارة المنخفضة . وعلى سبيل المثال فإن طول النهار الحرج الذى يسبب سكون العذارى فى *Acronycta* يبلغ نحو ١٦ ساعة على درجة ٢٥° م ولكنه يكون ١٩ ساعة تقريبا على درجة ١٥° م (شكل ٢٢ – ٣) ، ولهذا السبب فإن تاريخ بداية السكون يختلف من عام لآخر على الرغم من ثبات التغيرات الموسمية بالنسبة لطول النهار . وفى أبى دقيق على أى حال يكون طول النهار الحرج غير متأثر بدرجة الحرارة .

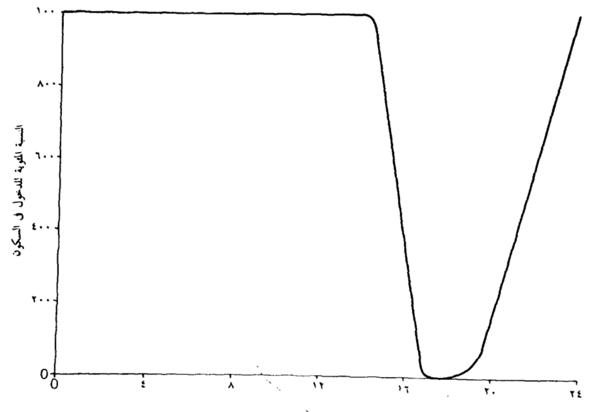


شكل (٢٢ – ٤) : تأثير الفترة الضوئية على حدوث السكون اليرقى فى حشرة *Euproctis* .

وكصفة مميزة للحشرات ذات النهار الطويل إذا ما تعرضت لظروف النهار الطويل فإنها تتطور ثانية دون الدخول فى السكون (شكل ٢٢ - ١٢) . وهذه الظاهرة تحدث فى المعمل فقط ومن الممكن أن لا يكون لها أهمية من الناحية البيئية لأن الفترات الضوئية القصيرة تحدث فقط فى الشتاء فى المناطق البعيدة عن خط الاستواء وأثناء الفترات التى تكون فيها الحشرات فى حالة إنعدام للنشاط الفعلى .

وتعتبر دودة الحرير واحدة من الحشرات القليلة التى عندما تتعرض لنهار طويل فإنها تبدأ فى السكون (شكل ٢٢ - ٢ ب) . وعند تعريض بيض السلالة ثنائية الجيل فى السنة للنهار الطويل فإن ذلك يؤدى إلى ضمان دخول البيض من الجيل التالى فى السكون ، أما البيض الذى يتعرض لفترة ضوئية أقل من ١٤ ساعة يوميا يكون من الأسباب التى يؤدى إلى عدم دخول البيض فى الجيل التالى فى السكون ، ولذا فإن ظروف النهار الطويل فى الربيع التى تؤثر فى البيض تؤدى إلى انتاج بيض ساكن فى الخريف ، ولكن البيض الذى تعرض لنهار قصير يكون مؤكدا على نمو وتطور بيض الجيل التالى (الذى سوف يوضع فى الربيع القادم) وبدون سكون . والحشرات التى تتطور بدون الدخول فى السكون عند تعرض الطور الحساس للنهار القصير تسمى الحشرات ذات النهار القصير Short-day insects .

وهناك نوع وسطى غير عادى من التطور يحدث فى عدد قليل من الحشرات مثل حشرة ***Euproctis*** ، فالسكون اليرقى فى هذه الحشرة يحدث نتيجة للتعرض إما إلى نهار قصير أو فترة ضوئية طويلة جدا ، ولكن التطور يحدث دون أى تأخير إذا ما كانت الفترة الضوئية ما بين ١٦ - ٢٠ ساعة تقريبا (شكل ٢٢ - ٤) .



شكل (٢٢ ــ ٤) : تأثير الفترة الضوئية على حدوث السكون اليرقى فى حشرة *Euproctis*

وتكون إستجابة العديد من الحيوانات للفترة الضوئية عن طريق الادراك الحسى للتغيرات الطفيفة فى طول النهار أكثر من الامتداد الفعلى لفترة الضوء ، ولكن ذلك لا يحدث فى الحشرات ، فمعظم الحشرات تستجيب لطول الفترة الضوئية المطلق ، وهناك حالات قليلة يعتقد فيها أن الحشرة تستجيب للتغيرات فى طول النهار ، فعلى سبيل المثال هناك أدلة على أن يرقات ***Anax*** تتطور دون الدخول فى طور السكون إذا ما تعرضت أثناء الفترة الحرجة لفترات ضوئية تزيد ثلاث عن دقائق فقط كل يوم عن المعتاد ولكن العالم **Danilevskii** سنة ١٩٦٥ إقترح أن هذه الحشرة تظهر نمط وسطى من الاستجابة لطول النهار بالمقارنة مع الحشرة ***Euproctis*** . فقد إقترح أنه فى بداية شهر مايو يكون طول النهار فى مدى متوسط مما يترتب عليه أن الحشرة تتطور بدون الدخول فى سكون ، ولكن بإنتهاء شهر مايو يكون النهار أطول ، مما ينتج عنه سكون اليرقات المتأخرة فى النمو (شكل ٢٢ - ١) ، ويعود مرة أخرى طول النهار إلى المدى المتوسط فى الخريف ولكن لا يؤدى إلى تطور الحشرات بدون تأخير وذلك لأن اليرقات تكون فى حالة سكون فعلا فى هذه الفترة .

وسكون الحشرات الكاملة من جنس ***Nomadacris*** يمكن أن يفسر على أنه إستجابة لقصر طول النهار ، ولكن العالم **Norris** سنة ١٩٦٥ يعتقد أن التأثير ينتج من التنبية الناتج من إختلاف طول النهار فى مراحل النمو المختلفة ، وفى أثناء نمو اليرقات والحشرات الكاملة المبكرة لهذه الحشرة فإن طول النهار يقل من ١٣ إلى ١٢ ساعة . وقد أظهرت التجارب المعملية أن تربية اليرقات تحت تأثير ١٣ ساعة يوميا فترة ضوئية حتى ولو كانت ثابتة يساعد على حدوث السكون فى الحشرات الكاملة عند تقليل الفترة الضوئية بعد ذلك إلى ١٢ ساعة .

الحساسية للضوء Sensitivity to light : إن شدة الاضاءة أثناء الفترة الضوئية ليست مهمة بشرط أن تزيد عن الحد الأدنى والذى يختلف على حسب الأنواع ولكنه يكون عاده ١ شمعة/ قدم أو أقل ، ولذا فان التذبذبات اليوميه فى شده الاضاءة الناتجة عن وجود السحُب لا يكون لها أى تأثير على الفترة الضوئية ، وطول النهار الفعلى يشتمل على فترات الشفق والفجر **Twilight** ، وكنتيجة لهذه الحساسية العالية للضوء فإن الحشرات التى تكون داخل ثمار الفاكهة وكذلك عذارى حشرة ***Abtheraea*** داخل شرانقها تتأثر بالفترة الضوئية ، وفى بعض الحالات فإن حساسية الحشره للضوء تبلغ حدا لا تستطيع أن تنبه بواسطة ضوء القمر (حوالى $\frac{1}{2}$ شمعة/ قدم)

والذى ربما يساهم فى طول النهار الفعال ، وعلى أى حال فإن درجات الحرارة المنخفضة نسبيا أثناء الليل قد تعمل على موازنة أو إلغاء ذلك التأثير .

فى معظم الحشرات فإن الأشعة ذات الطول الموجى القصير تكون هى المسئولة عن تأثير الفترة الضوئية :

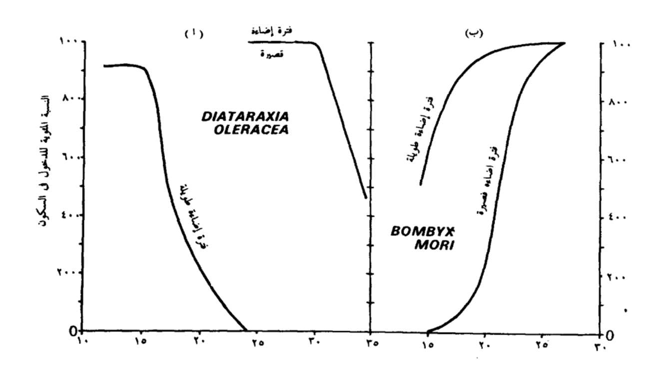
وقد وجد أن الأعين المركبة والأعين البسيطة لا تعمل كمستقبلات للضوء أثناء الفترة الضوئية . وقد تكون الأعين البسيطة الجانبية هى المسئولة عن الاستقبال فى اليرقات ولكن من المحتمل أن الضوء يؤثر مباشرة على الجهاز العصبى المركزى ، وقد ذكر العالم **Lees** سنة ١٩٦٤ أن الفترة الضوئية لها تأثير مباشر على الخلايا العصبية المفرزة فى المخ .

٢٢ - ٣ - ٢ درجة الحرارة

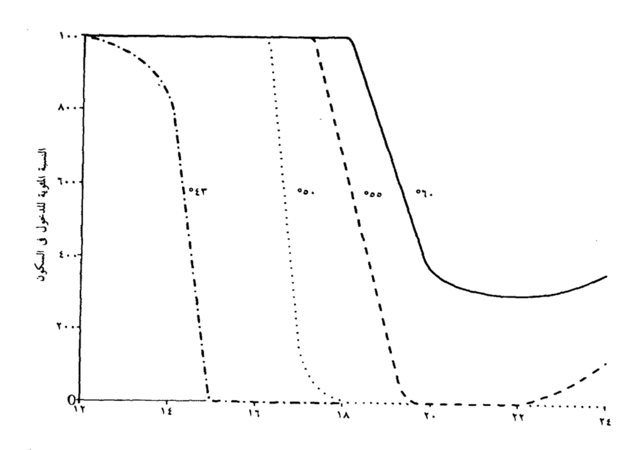
تلعب درجة الحرارة أيضا دورا مهما فى حدوث السكون ، وبصفة عامة فى المناطق المعتدلة فإن درجات الحرارة العالية تثبط السكون ودرجات الحرارة المنخفضة تعمل على تشجيع (أى ميل) الحشرة للدخول فى السكون .

ويتداخل فعل كل من درجة الحرارة وطول الفترة الضوئية ، فإذا ما ربيت حشرة ***Diataraxia*** وهى حشرة ذات نهار طويل تحت ظروف معملية من ضوء ودرجة الحرارة فإنه ينتج عن ذلك أن يكون الفترة الضوئية القصيرة هى السائدة ويحدث السكون وذلك بصرف النظر عن درجة الحرارة إلا إذا كانت درجة الحرارة عالية جدا (شكل ٢٢ - ١٥) ، وفى الجانب المقابل وعندما تكون الفترة الضوئية طويلة فإن درجة الحرارة تكون هى السائدة فدرجة الحرارة المنخفضة تعمل على حدوث السكون أما درجة الحرارة العالية فتمنع حدوثه .

فى أثناء فصول السنة المختلفة ، تعمل الحرارة والفترة الضوئية على تعزيز كل منها للأخرى وذلك لأن درجة الحرارة العالية تكون مرتبطة بالنهار الطويل والحرارة المنخفضة تكون مرتبطة بالنهار القصير . ومع التغير فى خطوط العرض على أى حال فإن هذا التعزيز لا يحدث ، حيث أنه فى مناطق خطوط العرض البعيدة عن خط الاستواء على الرغم من أن أيام الصيف تكون أطول فإن درجات الحرارة تكون أقل منها عن المناطق القريبة من خط الاستواء ، وعن منطقة خط الاستواء ، ومن أجل ذلك فإن الأنواع ذات الانتشار الجغرافى الواسع تكون مختلفة من حيث التأقلم للغزو ، فى المناطق المختلفة للمدى الذى تعيش فيه ، فعلى سبيل المثال ففى جنوب روسيا فإن حشرة *Acronycta* تدخل فى السكون فقط عندما يكون طول النهار أقل من ١٥ ساعة ولكن مع زيادة خطوط العرض فإنه يكون هناك زيادة فى طول اليوم الحرج ولذلك فإن نفس الحشره فى منطقة لنينجراد تدخل فى السكون باستمرار .



شكل (٢٢ - ٥) : التأثير التجمعى للحرارة والفترة الضوئية فى احداث السكون فى (ا) *Diatoraxia* ، (ب) دودة الحرير .



شكل (٢٢ ــ ٦) : طول النهار الحرج بالنسبة للدخول فى السكون لسلالات حشرة *Acronycta* عند خطوط عرض مختلفة . كل التجارب تمت على درجة حرارة ٢٣° .

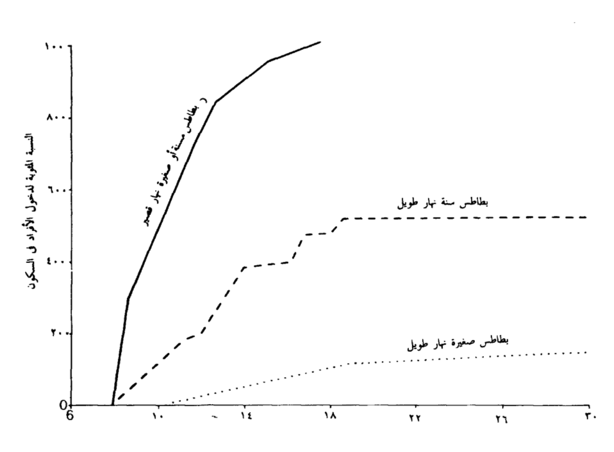
وعند خط العرض هذا فإنه يمكن تجنب الدخول فى السكون عندما تكون الفترة الضوئية أطول من ١٨ ساعة (شكل ٢٢ - ٦) ، وهذه الاختلافات تعتبر صفات وراثية بالنسبة للمجتمعات الحشرية .

وبسبب هذه الاختلافات فإن دورة الحياة للنوع تختلف تبعا للمناطق المختلفة التى ينتشر فيها هذا النوع ، فعند خط عرض ٤٣° شمالا يكون هناك ثلاث أجيال متداخلة جزئيا والجيل الأخير فقط هو الذى تدخل عذراؤه فى سكون ، وعند خط عرض ٥٠° شمالا يكون لتلك الحشرة جيلين فقط حيث يدخل الجيل الثانى فى مرحلة السكون ، بينما منطقة لنينجراد وعند خط عرض ٦٠° شمالا فإن أفراد قليلة جدا هى التى لا تدخل فى السكون ويكون معظم النوع يكون ذو جيل الواحد فى السنة نظرا لدخولة فى السكون . هذا وقد وجدت إختلافات فى دورة حياة بعض الحشرات الأخرى .

وتختلف دودة الحرير عن معظم الحشرات فى أن درجات الحرارة العالية تؤدى إلى سكونها أما درجات الحرارة المنخفضة فإنها تؤدى إلى منع السكون .

وفى حشرة *Marmonilla* تكون درجة الحرارة مستقلة فى تأثيرها عن الفترة الضوئية وقد وجد أن التبريد الفجائى للاناث يؤدى إلى وضعها بيضا ، وهذا البيض يفقس وينتج منه يرقات ساكنه .

وقد أقترح كل من العالم Lee سنة ١٩٥٥ ، Danilevskii سنة ١٩٦٥ أن درجة الحرارة تعمل مثل الفترة الضوئية كإشارات تنبيهية لحدوث السكون ، ولكن العالم Dewilde يعتقد أن لهذه العوامل تأثيرات تمثيلية .



شكل (٢٢ ــ ٧) : حدوث السكون فى الحشرات الكاملة لخنفساء الكولورادو *Lepitnotarsa* عند تعريضها لفترات ضوئية مختلفة من الغذاء .

٢٢ - ٣ - ٣ الغذاء

هناك أدلة فى عدد قليل من الحالات على أن كمية أو نوع الغذاء يمكن أن يؤثر على السكون ، فالتجويع أو التغذية على أوراق مسنه يسبب السكون فى الحشرات الكاملة لخنفساء الكولورادو ***Leptinatarsa*** حتى فى حالة تعرضها لفترة ضوئية طويلة (شكل ٢٢ - ٧) ، وفى عديد من الحالات فإن تأثير الغذاء على السكون لا يكون ظاهرا إلا عندما يكون طول النهار قريبا من الفترة الضوئية الحرجة ، أما فى طول أو قصر النهار فإن تأثير الفترة الضوئية يكون هو المؤثر أو السائد فى إحداث السكون .

هناك كثير من البراهين التى تدل على أن الفترة الضوئية تؤثر مباشرة على الحشرات وليس عن طريق الغذاء النباتى ، ولكن هناك حالات قليلة وجد فيها أن الغذاء النباتى يتأثر بالفترة الضوئية وبالتالى فإنه يؤثر على الحشرة ،

والمثل الواضح على ذلك هو يرقات ذبابة جذور الكرنب *Eriooschia* والتى تستجيب سكونيا للنهار القصير حتى ولو كانت التربة التى تعيش فيها تلك اليرقات ظليلة .

٢٢ - ٣ - ٤ فسيولوجية الآباء

هناك عدد من الحالات التى وجد فيها أن الحالة الفسيولوجية للآباء تؤثر فى دخول الجيل القادم فى السكون ، فعلى سبيل المثال فإن ظروف التربية تؤثر فى فسيولوجيا الحشرات الكاملة للجراد من جنس *Locustana* وبالتالى تؤثر على حدوث السكون فى البيض الذى سوف تضعه هذه الحشرات ، لذا فإن إناث المظهر الانفرادى تضع بيضا يدخل فى طور السكون بنسبة ١٠٠٪ بالمقارنة مع ٤٢٪ فقط نسبة سكون من البيض الذى يتم وضعه بواسطة الاناث التجمعية ، كما وجد كذلك أن الإناث التجمعية المتقدمة فى السن يكون نسبة السكون فى البيض الناتج منها أعلىّ من تلك النسبة الناتجة عن إناث تجمعية أصغر منها فى العمر .

وهناك عديد من الحالات التى وجد فيها أن تعريض الحشرات لظروف خاصة من الفترة الضوئية أو درجة الحرارة يؤدى إلى دخول الجيل التالى لها فى السكون .

٢٢ - ٣ - ٥ الأدوار الحساسة

تؤدى العوامل البيئية التى تعمل على بدء السكون مفعولها قبل بداية الظروف الغير ملائمة وربما يكون فعلها قبل أن يبدأ السكون ببعض الوقت ، وكنتيجة لذلك فإن هذه المنبهات قد تعمل أو قد تكون تأثيرها على أطوار مختلفة عن تلك الأطوار من الحشرة التى تدخل فى السكون ، وعلى سبيل المثال فإن تنبيه العمر اليرقى الرابع لحشرة *Diataraxia* بواسطة فترة ضوئية مناسبة يُؤدى إلى إحداث السكون فى العذارى . كما أن دودة الحرير مثال واضح على ذلك أيضا حيث أن التنبية المناسب للبيض يتسبب عنه حدوث السكون للبيض فى الجيل التالى .

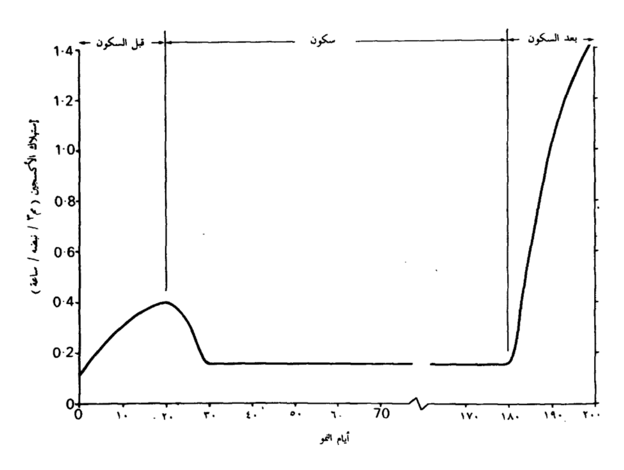
وتختلف أيضا فترة الحساسية بالنسبة للتنبية تبعا لاختلاف الأنواع الحشرية ، فيرقات *Diataraxia* تكون حساسة للفترة الضوئية لمدة يومين فقط ، بينما فى دودة القز Bombyx فبالرغم من أن الجنين الكامل النمو هو الطور الأكثر حساسية إلا أن الأعمار اليرقية الثلاث الأولى تكون حساسة بدرجة أقل ، بل وأكثر من ذلك فإن عدد من دورات الفترات الضوئية يكون ضروريا لإحدث التأثير اللازم لدخول الحشرة فى السكون ، فيرقة حشرة دودة الصنوبر *Dendrolimus* على سبيل المثال يجب أن تتعرض لحوالى ٢٠ نهارا قصيرا كباعث لإحداث السكون بينما تحتاج حشرة *Acronycta* إلى ١٥ نهارا قصيرا لإحداث السكون فى العذارء بعكس حشرة أبى دقيق التى تحتاج إلى ١١ نهارا قصيرا فقط كباعث لإحداث السكون فى العذارى . وهذا الرقم يختلف على أى حال تبعا لا ختلاف ظروف التغذية ودرجة الحرارة .

٢٢ - ٤ تطور السكون Diapause development

باتثناء حالة الحشرة الكاملة فإن تأخير التطور هو الصفة المميزة للسكون . وسكون الحشرات الكاملة عبارة عن تأخير فى عملية التناسل ويتميز بفشل البويضات فى النمو أو إعادة إمتصاص البويضات قبل ترسيب المح بها فى الأنواع التى تدخل فى السكون لأكثر من مرة أثناء الطور الكامل مثل خنفساء الكولورادو وحشرة *Dytiscus* . واليرقات والحشرات الكاملة عادة ما تصبح ساكنة وتمنع عن الغذاء أثناء طور السكون وذلك كما فى حالة الحشرات

الكاملة لخنفساء الكولورادو والتى تدفن نفسها فى التربة ، ولكن فى بعض الحالات الأخرى فان الحشرات الكاملة تبقى نشطة أثناء فترة السكون وعلى أى حال فإن هذا النشاط يكون نشاطا محدوداً كما أن التغذية فى هذه الحالة تكون فى أقل معدلاتها .

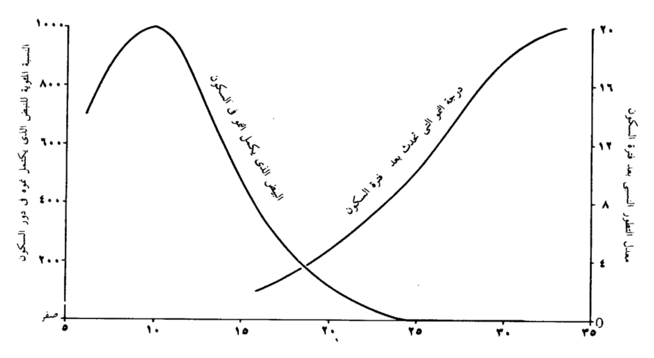
قبل أن تصبح الحشرة غير نشطة فإنها عادة ما تقوم بتخزين إحتياطى من المواد الغذائية وخاصة فى الأجسام الدهنية مما يترتب عليه اختزال فى المحتوى المائى لجسم الحشرة . وعند مقارنة الحشرات التى تدخل فى السكون بالحشرات لا تدخل فيه فقد وجد أن الأولى تقوم بتخزين كميات أكبر من المواد الغذائية الاحتياطية ، وفى بعض الأحيان فإن هذا المخزون الغذائى يستخدم أثناء فترة السكون كما فى حالة البعوض ***Culex pipiens*** على سبيل المثال فإن الحشرة تستهلك ٥٠٪ من المحتوى الدهنى أثناء الثلاثة أو الأربعة أشهر التالية والتى يكون فيها البيض ساكنا ، وهذا يعكس المعدل المنخفض جدا من التمثيل الغذائى أثناء هذه الفترة ، كما أستدل على ذلك أيضا عن طريق المعدل المنخفض جدا من إستهلاك الأكسجين (شكل ٢٢ – ٨) .



شكل (٢٢ ــ ٨) : إستهلاك الأكسجين فى يعض النطاط *M. differentialis* أثناء وقبل وبعد السكون .

وكان من المعتقد سابقا كنتيجة للدراسات التى تمت على *Hyalophora* أن النظام الأنزيمى المسئول عن الأكسدة النهائية **Terminal enzyme system** غير كامل ولكن أصبح من المعروف الآن ان هذا النظام حتى فى النوع السابق نظام مكتمل ويتم نقل الإلكترونات خلال الطريق العادى من **NAD** والسكسينات **Succinate** إلى السيتوكرومات على الرغم من أن هذه المجموعة يكون مستوى كل من السيتوكروم ب ، جـ فيها منخفض جداً ، وليس هناك أية أدلة على أن الأكسدة الذاتية للسيتوكروم ب٥ هى الخطوة النهائية فى الأكسدة كما اقترح من قبل .

وليس معروفا بالضبط كيف يتم التحكم فى نظام السيتوكروم ، فقد إقترح العالم **Harvey** سنة ١٩٦٢ أن الطاقة المطلوبة تكون قليلة وذلك بسبب قلة نشاط الحشرة ، وبناءاً عليه فإن كميات قليلة من **ATP** هى التى تتحول إلى **ADP** ، مما يترتب عليه أن كمية **ADP** (الذى يعتبر كمستقبل للفوسفات) تكون قليلة وهذا فى حد ذاته يعتبر عامل محدد لكمية التمثيل التأكسدى التى يمكن أن تحدث ، ومن ثم فإن النيكوتين أميد داى أمين داى نيوكليوتيد فوسفات المختزل والذى تمر عبره الإلكترونات إلى السيتوكروم يتراكم ، والنقص فى نقل الالكترونات سوف يؤدى بالتالى إلى اختزال فى مستوى السيتوكرومات وهذا ايضا يؤدى إلى نقص مستوى التمثيل .

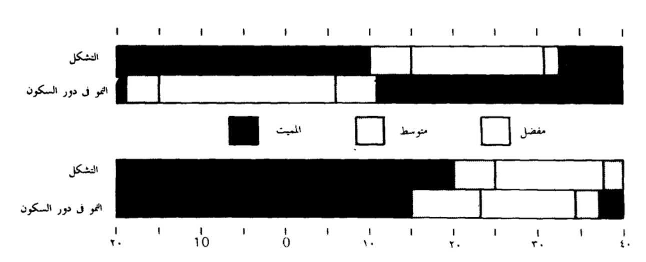


شكل (٢٢ ــ ٩) : تأثير درجة الحرارة على تكوين طور السكون والخروج من طور السكون فى حشرة *Austroicetes* درجة الحرارة المثلى للدخول فى السكون ١٠° م ، والمثلى لكسر طور السكون ٣٠° م .

وعلى الرغم من أن النمو والتطور يكون متوقفا أثناء السكون إلا أن هناك تغيرات فسيولوجية تحدث فى الحشرة . وقد ذكر العالم **Andrewartha** سنة ١٩٦٥ أن هذه التغيرات تكون مصاحبة لخروج الحشرة من طور السكون . وهناك رأى آخر يقول أن هذه الظاهرة تحدث أثناء السكون وذلك لازالة العقبات التى تثبط تطور الحشرة .

وبمجرد أن يكتمل طور السكون فإن الحشرة تستعيد قدرتها على النمو بشرط أن تكون الظروف البيئية مناسبة لذلك ، أما إذا كانت الظروف البيئية غير ملائمة للنمو فإن الحشرة تستمر فى حالة من الهدوء حتى تتحسن تلك الظروف .

وهناك بعض العوامل البيئية التى تساعد على سرعة تكوين طور السكون ومن أهم هذه العوامل درجة الحرارة ، والمدى الحرارى الذى يحدث عنده طور السكون يختلف تبعا لاختلاف التوزيع الجغرافى للنوع ، وفى المناطق المعتدلة تكون أمثل درجة حرارة لذلك ما بين صفر - ١٠°م من درجة الحرارة الضرورية لنمو الحشرة (شكل ٢٢ - ٩ ، ٢٢ - ١٠) . وعند درجات الحرارة الأعلى أو الأقل تكون ظهور طور السكون أبطأ ، أما فى حالة درجات الحرارة العالية والمنخفضة بدرجات كبيرة فإن ذلك يعمل على وقف كل من طور السكون وكذا نمو وتطور الحشرة ، وفى الجانب المقابل فالحشرات الاستوائية التى يحدث فيها السكون فى الفصول الجافة تكون المدى الحرارى الملائم لتكشف طور السكون فيها عادة أقل بقليل من المدى الحرارى اللازم لتطورها (كما واضح فى شكل ٢٢ - ١٠) .



شكل (٢٢ - ١٠) : الاحتياجات الحرارية لكل من طور السكون لحشرة المناطق المعتدلة *Saturina* وحشرة إستوائية *Diparopsis*

وفى العادة فإن طور السكون يكون مصحوبا بانخفاض المحتوى المائى بأنسجة الحشرة الساكنة ، وذلك قد يعزز مقدرة الحشرة على البقاء أثناء الفترات التى تكون فيها درجة الحرارة منخفضة جداً ، ولكن دور الماء فى تكشف طور السكون ليس معروفا حتى الآن . فنمو بيض العديد من الحشرات التابعة لرتبة مستقيمة الأجنحة لا يستعاد إذا كان الماء متاحا لكن هذا لا يكون متاحا إلا بعد أن تكتمل فترة السكون للبيض ، ولهذا فبالرغم من أن الماء يكون أساسيا لإستعادة النمو وحتى فى حالة البيض الذى ينمو بدون الدخول فى طور السكون فإن الماء ليس له علاقة . وأمكن التعرف على هذه العلاقة أيضا فى حشرات أخرى غير مستقيمة الأجنحة وفى أطوار مختلفة من النمو .

وقد وجد فى عدد قليل من الحالات أن طور السكون يتأثر بالفترة الضوئية ، فعلى سبيل المثال تستعيد يرقات *Dendrolimus* مقدرتها على النمو بعد تأخير يستمر لمدة أسبوعين فقط إذا كان طول النهار أثناء السكون طويلا ،

ولكنها تستمر ساكنه لمدة أربعة أسابيع إذا كان النهار قصيرا ، وفى غالبية الحشرات فإن الفترة الضوئية لا تكون ذى أهمية بمجرد أن يبدأ السكون .

وطول طور السكون يختلف بدرجة كبيرة تبعا لاختلاف الظروف وكذلك تبعا لاختلاف الأنواع ، فعند توفر الظروف المثلى نجد أن طور السكون يستمر لمدة ١٥ يوما فى حشرة *Gryllulus Commodus* بينما نجد أن حشرة *Cephus* تحتاج من ٩٠ - ١٠٠ يوما على الأقل لاكمال طور السكون .

٢٢ - ٥ التحكم فى السكون Control of diapause

حدوث السكون فى اليرقة والعذراء وربما فى المراحل المتأخرة من النمو الجنينى يكون ناتج عن نقص فى هورمون الانسلاخ Ecdyson ولذا فإن نمو هذه الاطوار وإنسلاخها لا يتم ، وفى حالة تكوين الحشرات الكاملة فإن نقص هورمون غدة الكوربس الاتم يتسبب عنه فشل تكوين البويضات oocytes ، ومن المعروف أن نشاط كل من الغدد الصدرية (غدد الصدر الأمامى) وغدة الكوربس ألآتم يتم التحكم فيهما بواسطة الخلايا العصبية المفرزة neurosecrotery cells الموجودة فى المخ (راجع باب الهورمونات) ، وعدم مقدرة تلك الغدد على تأدية وظيفتها أثناء الانسلاخ يرجع أساسا إلى عدم نشاط الخلايا العصبية المفرزة .

وهناك نظريات مختلفة وضعت سابقا لتفسير ظاهرة عدم نشاط الخلايا العصبية المفرزة أثناء السكون ثم نشاطها بعد ذلك والذى يؤدى إلى إستعادة الحشرة لمقدرتها على التطور . فقد اقترح العالم Danilevskii سنة ١٩٦٥ أن نشاط الخلايا العصبية المفرزة ، قبل السكون يكون ناتج عن الفعل المباشر والغير مباشر والحرارة وبعض المنبهات الأخرى ، وقد افترض الفترة الضوئية الطويلة أو درجة الحرارة العالية سواء فى حالة التعرض للضوء أو عدم التعرض له قد تنشط الخلايا العصبية المفرزة ومن ثم فإن نمو الحشرة وتطورها يستمر بدون أى توقف ، ومن ناحية أخرى فإن الفترة الضوئية القصيرة ودرجات الحرارة المنخفضة تفشل فى تنشيط الخلايا العصبية المفرزة مما يؤدى إلى حدوث السكون . ومن المعروف أن الضوء يؤثر مباشرة على المخ فى حشرة المن وأن المخ فى حشره *Hyalophora* يتأثر مباشرة بدرجات الحرارة المنخفضة أثناء طور السكون .

أما العالم Andrewartha سنة ١٩٥٢ فقد افترض أن الخلايا العصبية المفرزة يتم تنبيهها بطريقة غير مباشرة عن طريق نواتج تكسير الجسم الدهنى والمح فى حالة الأجنة ، وفى نظريته « تحريك الغذاء » Food moluliation hypothesis فقد إفترح أن الأفراد التى تتجه إلى السكون يكون المخزون الغذائى متراكما مما يؤدى إلى عدم تنبيه الخلايا العصبية المفرزة ، وهذا المخزون الغذائى لا يستهلك إلا بعد إنقضاء فترة السكون وهنا فقط يتم تنبيه الخلايا العصبية المفرزة وتستعيد الحشرة نشاطها . والأدلة الفسيولوجية مع هذه النظرية .

وتبعا لرأى العالمان Schneiderman & Horwitz سنة ١٩٥٨ فإن طور السكون يستلزم لحدوثه تفاعلات تخليقية معقدة من عدة أطوار Several phases مختلفة وهذه التفاعلات تكون هوائية ولا هوائية وكذلك قد تكون عكسية وغير عكسية ، وبالإضافة إلى ذلك يكون هناك تفاعلات هدم Reactions breakdown وهذه التفاعلات قد تكون ذات طبيعة إنزيمية تنتج عنها تكسير نواتج التفاعلات العكسية فى التفاعلات التخليقية . ودرجات الحرارة المنخفضة أثناء طور السكون تعمل على بطء تفاعلات الهدم مما يستتبعه أن المواد الناتجة عن تفاعلات التخليق تتراكم . والابحاث المبكرة على مخ عذارى *Hyalophora* كان مؤداها أن المواد المتراكمة هذه كانت عبارة عن

الأستيل كولين وذلك يكون مرتبطا بغياب انزيم الكولين استريز وكذا غياب النشاط الكهربى (النبض العصبى) للمخ electrical activity ، وعلى كل فإن الابحاث الحديثة قد أثبتت خطأ هذه النظرية وبرهنت على سيطرة المخ أثناء طور السكون .

والسكون فى البيض (والذى يكون فى بداية النمو) يكون له ميكانيكية مختلفة تماما وذلك لأن البيض فى هذه المرحلة لا يكون به نظام غدد صماء فى هذا الوقت . وفى بيضة دودة الحرير يكون السكون ناتجا عن الهورمون المحدث للسكون والذى يفرز بواسطة الخلايا العصبية المفرزة الموجودة فى العقدة العصبية التحت مريئية للفراشة الأم ، وبالإضافة إلى ذلك فإن هناك هورمون مضاد يفرز بواسطة غدة الكوربس الاتم للفراشة الأم أيضا يثبط فعل الهرمون المسبب للسكون ، وإفراز كل من هذين الهورمونين يتم التحكم فيه عن طريق المخ فى الفراشة الأم . والاختلافات فى التوازن الهورمونى بين هذين الهورمونين هو المسئول عن الاختلافات بين سلالات دودة القز .

وهناك بعض البراهين على وجود الهورمون المسبب للسكون diapouse- inducing hormone فى أطوار الحشرات الأخرى غير البيض ، وعلى سبيل المثال فإن العالمان Wide & Bore سنة ١٩٦١ قد اقترحا أن هذا الهورمون قد يكون هو السبب فى سكون الحشرات الكاملة لخنفساء الكولورادو *Leptinotarsa* .

وإستعادة الخلايا العصبية المفرزة لنشاطها بعد فترة السكون قد يكون راجع إلى إزالة أو إنتقال المواد المثبطة أو قد يكون مرجعة إلى التنبية الذى يحدث بواسطة المواد الناتجة عن السكون .

الفصل الثالث والعشرون

الفرمونات

PHEROMONES

تقوم الهرمونات بعمليات تنظيمية بين الاعضاء المختلفة لجسم الكائن بينما هناك أيضا مواد كيميائية تعرف بالفرمونات مشابهة فى عملها للهرمونات من حيث قيامها بتنظيم عملية التعاون بين الافراد فى مجتمعها . وتفرز الفرمونات بواسطة غدد اكتودرمية موجودة فى المنطقة البطنية أو بواسطة غدد مرتبطة بالفكوك فى رتبة غشائية الأجنحة **Hymenoptera** أو تربط بالأجنحه كما فى كثير من ذكور حرشيفة الاجنحة **Lepidoptera** .

وفى كثير من الحشرات وخاصة حرشفية الأجنحة تقوم الفرمونات بعملية الجذب الجنسى لعملية بحث أحد الجنسين والوصول إلى الجنس الأخر وغالبا من مسافات بعيدة نسبيا . والجاذبات الجنسية تكون فى أغلب الأحيان متخصصة نسبيا . والتركيب الكيمياوى لهذه المركبات يفى بحاجتين هامتين من خواص هذه المركبات حيث أنه يجب أن يكون قابلا للتطاير ويجب إن يكون مستوفيا لشرط التركيب التخصصى المؤثر . واحيانا تكون التركيزات العاليه من الجاذب الجنسى حاثه على عملية التزواج ولكن فى بعض الحالات الأخرى يفرز فرمون متخصص بواسطة الذكور . وفى الجراد تقوم الفرمونات بدور تنظيمى فى عملية الوصول إلى البلوغ بين مجتمعها وتصبح عملية البلوغ للافراز متزامنه .

وللفرمونات أهمية خاصة فى الحشرات الاجتماعية لأنها تقوم بعملية الاتصال بين افراد الشغالات وتحافظ على التركيب الاجتماعى للمستعمرة .

٢٣ - ١ طبيعة الفورمونات

The nature of pheromones

الفورمونات مواد تفرز خارج الجسم بواسطة الحيوانات فإذا وصلت إلى فرد آخر من نفس النوع تجعله يستجيب لهذه الاشارات الكيماويه بطريقة ما (Karlson and Bufenant سنه ١٩٥٩)لذا فهى تختص بعمليات التعاون بين الافراد ولذا فلها أهمية خاصة فى السلوك الجنسى وكذلك فى تنظيم هذا السلوك وبالإضافة إلى الوظائف

الخاصه بالحشرات ذات الصفه الاجتماعية وتحت الاجتماعية . وتستقبل بعض الفرمونات مثل الجاذبات الجنسية وخاصة فى رتبة حرشفية الأجنحة بواسطة المستقبلات الشمية وتؤثر فى الفرد المستقبل عن طريق جهازه العصبى المركزى . وفى حالات أخرى تصل الماده المستقبل عن طريق جهازه الهضمى فتستقبل بواسطة الاعضاء الحسيه للتذوق وفى هذه الحالة يكون تأثيرها كسابقتها من حيث ميكانيكية التأثير . وهناك احتمال آخر عند وصول الفرمون عن طريق الجهاز الهضمى وهو امتصاصه فى القناة الهضمية للقيام بدور فى العمليات الحيويه داخل المستقبل .

٢٣ - ٢ الغدد المنتجه للفرمونات

Glands producing pheromones

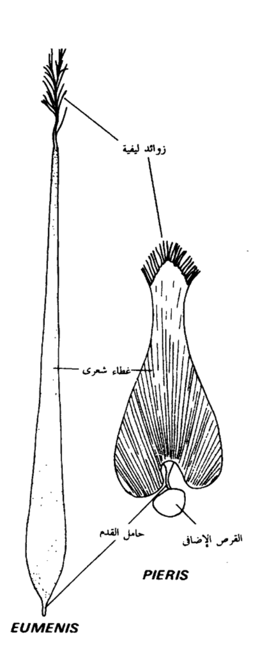
بالرغم من أن بعض الفورمونات مثل الفورمونات الحاثه على النضج فى الجراد الصحراوى تنتج من خلايا البشرة فإن الفرمونات فى كثير من الحالات تنتج من غدد محدده .

٢٣ - ٢ - ١ رتبة حرشفية الأجنحة

تكون الذكور فى حرشفية الأجنحة قادرة على انتاج رائحه جنسية جاذبة حاثه على التزواج تفرز من غدد ترتبط بالحراشيف وتعرف هذه الحراشيف باسم المشبقات Androconia وتوجد غالبا فى الأجنحة كما فى الحشرات التابعة لعائلة Pieridae وهذه الغدد قد تكون مبعثرة أو توجد مجمعة وتكون الحراشيف فى هذه الحاله على شكل ممتد طوليا وتنتهى بزوائد ليفيه كما فى شكل (٢٣ - ١) . ويعتقد إن الخلايا الغدية الموجودة فى غشاء الأجنحة ترتبط بقاعدة الحرشفة ولكن ليس من الواضح كيف تنبعث الرائحه (الفرمون) من الحرشفة . وقد قال Bourgogne (١٩٥١) أن ذلك يتم عن طريق قناة الحراشيف التى تصل فى النهاية إلى فتحات طرفيه موجودة فى الألياف ولكن Dixey (١٩٣٢) لم يقر بوجود مثل هذه الفتحات كما لم يتمكن Dickens (١٩٣٦) من أثبات أو نفى وجود هذه الفتحات . وقد اقترح أن نواتج الافراز تنتشر على سطح الحراشيف ، وعلى أيه حال فإن الحافة الهدبية للحرشفة تزيد من المساحه المعرضه لحدوث التبخير .

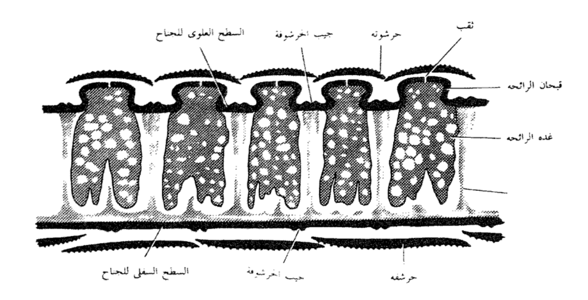
ويحتمل أن توجد حراشيف مشابهة على الأرجل أو البطن ، فعلى سبيل المثال نجد أن لذكور حشره ***Ephenta Lsuhniella*** خصلات من المشبقات Androconia على المنطقة الجانبية الظهرية على كلا الجانبين من الحلقة البطنية الثامنة ومن الطبيعى أن هذه الحراشيف تختفى عن طريق دخولها داخل الحلقه السابعه بطريقة تلسكوبية ولكنها تظهر مرة أخرى عند تمدد البطن وعدم تداخل الحلقات مرسله الرائحه .

وفى ذكور بعض الأنواع من حرشفية الأجنحة تكون المنطقة المفرزة للرائحة (الفرمون) منفصلة عن المنطقة المسئولة عن نشر الفرمون . وفى ذكور حشرة *Amauris niavivs* تتجمع مناطق الافراز على صورة مناطق صغيرة



شكل (٢٣ ـــ ١) : حراشيف الرائحة فى أجنحة حشرة *Eumenis* وأبى دقيق **Pieris**

على كلا من الجناحين الخلفيين . وهذه المناطق تحتوى على حراشيف متخصصة تسمى بفنتجين الرائحة **Eltringham** سنه ١٩١٣) تنشأ من سطح الأجنحة على هيئة قبه لها ثقب علوى صغير كما بالشكل وتفتح الغدد الصغيرة عديدة الخلايا على الأجنحة بواسطة ثقب وتغطى المساحه العظمى التى تحتلها فناجين الرائحه بواسطه حراشيف صغيرة عاديه الشكل وكما فى شكل (٢٣ - ٢) .



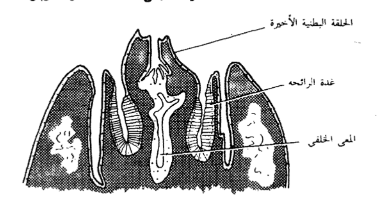
شكل (٢٣ ــ ٢) : قطاع عرضى خلال جزء من الجناح الخلفى لحشرة يوضح الغدد وفتحتا الرائحة (Eltringham ١٩١٣) .

وتنتشر الرائحه من هذه المناطق بواسطة فرش الرائحة والتى ترتبط بالاعضاء التناسلية . وتتكون كل فرشاه من مجموعة شعيرات طويلة تمتد من النهاية المركزية لكيس يمكن أن يتقلب بواسطة ضغط الدم لكى تمتد الشعيرات كخصلة ويمكن أن ينكمش هذا الكيس بواسطة العضلات . ولكى تتم عملية نشر الفرمون فإن الحشرات تهبط بواسطة جناحها وتثنى البطن باتجاه أحد التجمعات التى توجد بها مجموعة من غدد الرائحه فى نفس الوقت التى تقلب فرشاة الرائحه . وتنتشر الرائحه بعد ذلك من الفرشاه الممتدة وتتكرر الحركه ، والرائحه التى تنتشر بهذه الطريقة هى الجاذبات الجنسية فى حشرة ***Euploea core*** .

وفى حشره ***Dananus*** وجد كل من Brower and Jones عام ١٩٥٦ أن الفرشاة نفسها تنتج الرئحه ولكن عملية تشجيع تكوين هذه المواد يتم بعد أن تتلامس هذه الفرشاه مع الغدد الموجودة على الجناح ، وتنتشر الرائحه بواسطه فُرش مماثلة على البطن للكثير من حشرات عائلتى Noctoidae Sphingidae وتوجد غدد الرائحه للأناث على صورة طبقة غدة طلائية بالقرب من طرف البطن . فى حشرة ***E. Kihniella*** يكون الغشاء الموجود بين الحلقتين التاسعة والعاشرة انثناءات عميقة من الجهة البطنية وتكون خلايا البشرة كثيرة وظاهرة والجلد فيها أكثر سمكا عنها فى أى مكان آخر ولكن يكون غير مثقوب حيث ان له خاصية امتصاص نواتج الافراز وتنشر المواد المفرزة من الغدد Dickens سنه ١٩٥٦) وتتعرض مساحه كبيرة من هذا الجدار للوسط حتى تنشر الرائحه وذلك بتمدد البطن .

وفى بعض الأنواع الأخرى توجد غدد منغمده مبطنه بالجليد وتفتح بين الحلقات كما حشرة ***Plodia*** أو على كلا جانبى فتحه التناسل كما فى حشره ***Ephestia*** وجدار هذه الغدد يتكون من طبقة واحده من خلايا عموديه اسطوانية غشائها البلازمى الخارجى يمتد إلى الداخل فى ثنيات عميقة كما فى حشرة دودة الحرير ***Bombyx*** وتنتشر

الرائحه عن طريق فتحه طرفيه أو كما فى بعض الحالات عن طريق تكوينات خارجية من الغدة واحيانا ترتبط الغدد فى إناث حشرتى *Triphaena, Goneptergx* بالشعر لتسهيل عملية انتشار الفرمون .

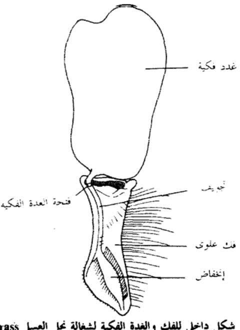


شكل (٢٣ ـــ ٣) : قطاع موازى خلال قمه البطن فى أنثى يوضح غدة الرائحه .

٢٣ - ٢ - ٢ رتبة غشائية الأجنحة

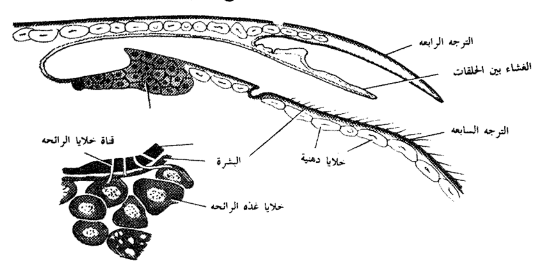
نحل العسل *Apis mellifera* : توجد غدتان هامتان ، فى نحل العسل لانتاج الفرمون احداهما الغدد الفكية فى الرأس وغده ناسو نوف Nassonoff فى البطن . وتشبه الغده الفلكية الكيس وبداخلها طبقة طلائية من خلايا مفرزة محاطة بجليد رقيق وتصب قناة الغده فى قاعدة الفك وذلك فى مجرى يصب فى انخفاض يقع على الجانب الداخلى للفك كما فى شكل (٢٣ - ٤) وتكون هذه الغده كامله التكوين فى الملكات والشغالة ولكنها تختزل بشده فى الذكور ، وهذه الغده شائعه فى غالبية رتبة غشائية الأجنحة Hymenoptera .

وتوجد غدة ناسانوف فى الغشاء الموجود بين الحلقات وذلك بين الترجه البطنية السادسة والسابعه وهى تتكون



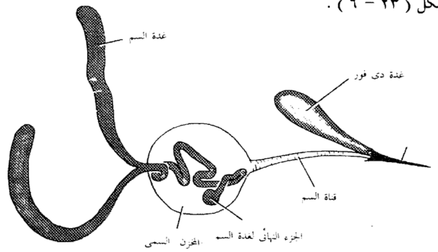
شكل (٢٣ ـــ ٤) : شكل داخلى للفك والغدة الفكية لشغالة نحل العسل Snodgrass سنه ١٩٥٦) .

من عدد من الخلايا كبيرة الحجم ولكل منها قناة ضيقة تؤدى إلى خارج الجُليد وتختفى عادة تحت الترجة السادسه ولكن يمكن إظهارها بضغط طرف البطن وهى تكون كامله النمو فى الشغاله ولكنها تكون غائبه فى الذكور . وتختلف الاراء بالنسبة لوجودها فى عدمه من الملكات ويوضح شكل (٢٣ - ٥) غده ناسانوف .



شكل (٢٣ ــ ٥) : قطاع طولى بين خلايا قاعدة الحلقة البطنية السابعة فى شغالة نحلة العسل موضحا مكان غدة الرائحة والتفكير يوضح مجموعة من غدد الرائحة وقنواتها (Snodgrass ١٩٥٦) .

النمل Ants : للنمل غده فكية كما هو موجود فى النحل كما أن هناك مصادر أخرى للفرمونات فى النمل وهى الغدة السامه وغده دى فور Dufour وكلتا الغدتان غير موجودتان فى الذكور حيث تتحدا بابرة اللسع وغدة بافان Pavan التى تفتح على سطح البطن للمنطقة البطنية على الاسترنه البطنية السادسة . وتتكون الغده السامه من زوج من الأنابيب الغدية التى تتحد فى قناة واحدة مكونة قناة ملتفة تفتح فى مخزن أما غدة دى فور Du Fouor فأنها تفتح فى قناة السم قرب قاعدة الفخذ وهى غده صغيرة عباره عن كيس يسيط له جدار غدى وغلاف عضلى رقيق كما فى شكل (٢٣ - ٦) .



شكل (٢٣ ــ) : غدة السم وغدة دى فور فى شغالة النمل (عن Wheeler عام ١٩٢٦) .

٢٣ - ٣ الفرمونات كجاذبات جنسية

Pheromones as sex attractants

تعمل الفرمونات فى عدد كبير من الحشرات على جذب افراد الجنسين لبعضهم لتتم عمليه التزواج وتسمى هذه الفرمونات بالجاذبات الجنسية . وهى منتشرة فى رتبة حرشفية الأجنحة كما أنها توجد فى بعض الحشرات من رتب غمدية وغشائية الأجنحه والصراصير وفرس النبى وبعض الرتب الأخرى (Jacboson سنه ١٩٦٥) . وفى معظم الحالات تنتج هذه الحشرات الفرمونات بواسطة الأنثى لجذب الذكور والقليل ينتج من الذكور لجذب الإناث . كما يمكن لكل من الجنسين أن يتأثر بما يفرزه الآخر .

الفرمونات التى تجذب الذكور : تتكون الغدد المنتجة للفرمونات بواسطة الإناث (لجذب الذكور) فى الحلقات الأخيرة من البطن ، وتنظم الحشرة إفراز هذه الفرمونات عن طريق تغطيه الغدد أو تعريتها بحركة البطن أو سحب الحلقات البطنية وإدخالها ببعض أو فردها إذا كانت من النوع القابل للتداخل . وتنطلق الفرمونات فى أوقات محددة من اليوم وهذا يميز كل نوع من الحشرات ، فعلى سبيل المثال ذكور *Lobesia* (وهى من حرشفية الأجنحه) تنجذب إلى الإناث من الساعه التاسعه بعد الظهر حتى منتصف الليل أما ذكور *Heliothis* (وهى أيضا من رتبة حرشيفه الأجنحة) فتنجذب إلى الأناث من الساعه الرابعه حتى نهاية ضوء اليوم ، بينما تطلق حشره *Ephestia* الفرمونات فى أى وقت من اليوم .

وعاده لا تقوم الحشرات بأطلاق الفرمونات الا بعد يوم أو يومين من ظهور الطور الكامل ثم تستمر الحشرة الكاملة فى إطلاقه حتى التزواج . وفى بعض الحالات كما فى ذكور حشرة *Megarhgssa* تنجذب الذكور إلى جذوع الاشجار نتيجة لانطلاق الفرمونات حتى قبل خروج الاناث من العذارى وتنتظر الذكور حتى تخرج الاناث للتزاوج . وبعد تتزاوج تتضاءل جاذبية الأناث فى عديد من الأنواع . وهذه الحالة ظاهرة فى حشرة دودة القز التى تتزاوج مره واحده بالرغم أن الفرمون يكون متواجد فى خلايا الغدد المفرزه للفرمون . بينما فى حالة الحشرات عديدة التزاوج كما هو الحال فى حشره *Trichoplusia ni* (من حرشفيه الأجنحة) يستمر انطلاق الفرمونات حتى يبطل التزواج .

والرائحه التى تستقبل على المستقبلات الشمية الموجودة على قرون الاستشعار فى ذكور العديد من الحشرت التابعة لرتبة حرشفية الأجنحة لها أهميتها حيث أن هذه الذكور التى تنجذب إلى الرائحه تكون حساسة جدا ، وتنبيه الاعضاء الحسيه المتصله بقرن الاستشعار بواسطة الرائحه المفرزة من الأنثى له نظام خروج مميز من العصب القرن الشعرى حتى فى التركيزات المتناهية الصغر . وتأثير الرائحة هى عملية اثاره للذكر وتحفيزه على الإقلاع . وفى وجود الرائحه فان عملية طيران الذكور توجه ضد اتجاه الريح وهذا يجعل الذكور فى مجال وجود الأنثى ، وعملية الجذب يمكن أن تحدث من مسافات بعيده وهناك حالة *Actias selane* التى ينجذب بها الذكر من على بعد ١١ كم . ومن الصعب معرفه ما إذا كان الجذب فى مثل هذه الحاله هو نتيجة للفرمون أو الطيران العشوائى حتى تقع الذكور فى مجال التأثير . وفى حشرة *Partheteria dispar* فإن الذكور تجذب الأناث بعد انطلاق الفومون على مسافة ٣٫٨ كم وقد حسب Welson عام ١٩٦٣ المسافة المؤثرة لفرمون جبلور gyplure والذى يفرز بواسطة

حشرة *Partheteria* (نظريا) فوجد أن مسافة التأثير عند السرعات العاليه من سرعة رياح مقدارها ١٠٠ سم/ ثانية ، وتختزل المسافة المؤثرة الطبيعية فإن المسافة المؤثرة تقل بواسطة طبوغرافيا المنطقة وحركة الهواء الموضعية . وعند التركيزات العالية من الرائحة فإن الذكور تصبح مثارة جدا وتخرج مقابض القضيب Claspers وتحاول أن تجمع مصدر الفورمون الذى يعمل فى هذه الحاله المنشط لعملية التزاوج Apgrodisac .

وتنجذب ملكة نحل العسل للذكور بواسطة الفورمون والمركب الأساسى هو ٩ - أو كسوديكينيويك وينتج من الغدد الفكية ، وفى غياب منبهات الذكور فإنها تطير عشوائيا ولكن عند تنبيهها فإنها تطير بعكس الريح إلى مجال مصدر انبعاث الفورمون (أى الملكه) ، ويتم هذا الجذب من ٢٠ - ٣٠ متر (Butler,) سنه ١٩٦٠ ا) . وعند ارتفاع الملكة أكثر من ١٥ قدم فوق الارض وتحت ذلك فإن الذكور لا تنجذب إلى الأناث وعند وصول الذكر إلى الملكه بالقرب منها نتيجة للرائحه فإنه يقترب منها بعد ذلك بالنظر المباشر . واحيانا يصل الذكر إلى الأنثى وهى تطير فى اتجاه عكس الريح وفى هذه الحاله تطير الذكور إلى ارتفاع ٢٠ - ٣٠ قدم ثم تدور دورانا عشوائيا ونتيجة لذلك تظهر فجأة بجانب الملكه وتحت الريح وتصبح قادرة على التوجه لها .

والجاذبات الجنسية فى رتبة حرشفية الأجنحة ليست متخصصة بالنسبة للنوع ولكنها متخصصة أكثر لمجموعة من الحشرات . فمثلا فى فصيلة Saturniidae فإن كل الأنواع من جنس معين تستجيب بطريقة متكافئه لجاذبات نوع واحد . كذلك فإن بعض الاجناس المتقاربة تتماثل فى تجاذبها لنفس الجنس ، ولكن فى بعض الأجناس تكون الاستجابة أقل وضوحاً . أما الأجناس الأكثر بعداً من الوجهة التقسيمية فلا تستجيب لنفس المؤثر على الاطلاق . (Schneider, سنه ١٩٦٦) [والرسم التالى يوضح استجابة اجناس فصيلة Saturniidae لفورمونات بعضها البعض] .

وهذه الدرجة من التخصص يمكن أن تحدث مع الفورمونات ذات الأوزان الجزيئية الكبيرة نسبيا والتى تسمح لدرجه معينه من الأختلاف . أما الجزيئات الصغيرة فإن التخصص يكون محدودا وفى نفس الوقت فإن اهم ميزة فى الجاذبات الجنسية هى خاصيتها من حيث قابلية التطاير . وحيث أن قابلية التطاير تتأثر بزياده الوزن الجزيئى لذا كان ذلك يتناقض مع ما سبق ذكره من أن الوزن الجزيئى الاكبر يكون أكثر تخصصا . لذا فإن الوزن الجزيئى للفرمون لابد أن تحكمه خاصيه التطاير فلا بد من وجود كوزون معين يجعل الوزن الجزئى يتناسب للقيام بدورة . مع الأخذ فى الاعتبار أن الحشرة هى العامل المحدد من حيث مقدرتها على تخليق جزئيى الفرمون (Wilson, سنه ١٩٦٣ ب) .

وقد عزلت بعض الجاذبات الجنسية كيميائيا فى حالات قليلة وامكن التعرف عليها والجزيئات تحتوى على ١٠ - ١٧ ذره ولها وزن جزيئى ١٨٠ - ٣٠٠ فالفورمون الحسى Bombykol وهو الجاذب الجنسى فى حشره *Bombyx* عباره عن كحول غير مشبع له التركيب التالى :

```
  H H H H H H H H H H H H H H H H
  | | | | | | | | | | | | | | | |
H-C-C-C-C=C-C=C-C-C-C-C-C-C-C-C C-OH
  | | |           | | | | | | | | |
  H H H           H H H H H H H H H
```

الفرمونات الجاذبة للإناث : هناك أمثلة قليلة عن وجود فرمونات يفرزها الذكور مثل خنافس من *Nrthonomous* و *Harpobihzcus* من رتبة (Mecoptera) وفى الجنس الأخير بعد أن يمسك الذكر فريسته ويبدأ فى أكلها فإن نموان يمتدان للخارج من بين الترجات البطنية الامامية وتمتد وتنقبض مطلقة رائحه جاذبة للإناث وعند اقتراب الانثى يقوم بالالتصاق بها ويتم التزاوج من الأنثى ويقدم لها بقية الفريسة .

الفرمونات الجاذبة للجنسين : فى بعض الحالات ينجذب الذكور والأناث بنفس الفرمون . فمثلا تقوم الأناث الغير ملقحه من جنس *Dendrictonus* بافراز رائحه تجذب الذكور والأناث ، كذلك تفرز رائحه مماثلة بواسطة ذكور و*Ips* وفى الأخيرة فإن الفرمون ينتج من خلايا منطقة الجزء الأمامى من الامعاء فى نهاية القناة الهضمية لذا فإن نواتج الاخراج تكون جاذبة للخنافس الأخرى . وكلا من ناخرات الأخشاب من جنس Dendrictonus و Ips تعتبر من الخنافس ثاقبة الخشب فإن تأثير الفرمون يكون مزدوجا حيث يقوم بالعمل على تلاقى الجنسين كما يعمل على جذب بقية الافراد إلى الغذاء المناسب ، وذكور حشرة Lycus lorips (التابعة لرتبة غمدية الاجنحة) تفرز رائحه تعمل على جذب كلا الجنسين مما ينتج عن ذلك تجمعها على أزهار النبات الذى تتغذى عليه الحشرات . ويحدث التزاوج فى هذه المجموعة ولكن يكون مهم ولسبب آخر وهو أن هذه الحشرة غير مستساغة الطعم ولونها أصفر مما يجعل الطيور تتجنبها بغزيزة التعليم . والحشرات الغير مستساغة الطعم والتى تتميز بلون معين تتجمع فى مجموعات حتى يتجنبها المفترس وذلك إستنادا على اللون وبذلك تتجنب النقص فى أعدادها . وفى هذه الجالة على الاقل يكون بداية التجمع للحشرات بواسطة فرمون معين . والفرمون يلعب دورا واضحا فى تجمع الحشرات التى تتبع فصيلة Coccinellidae عند دخولها فى البيات الشتوى والتى تتزاوج قبل انتشارها مره ثانية .

الجذب الجنسى فى Bombus : من المحتمل أن يكون الجذب الجنسى فى *Bombus* يعتمد إلى حد ما على الفرمون ولكنه فى هذه الحاله يأخذ شكلا مختلفا عن الأنواع الأخرى ، ففى النوع *B. Ferrestris* على سبيل المثال نجد أن الذكر يكون له دائره محدده يطير حولها بضفه مستمرة ويقوم الذكر بافراز رائحه معينه من الغدد الفكية على فترات معينه ليميز بها الدائرة التى تطير فيها ، ويحدث ذلك عن طريق امساك الحشرة للأشياء الموجودة فى مسارها بواسطة الفكوك وقرضها وإفراز الفرمون عليها أثناء ذلك . وهذه العملية تتم فى الصباح وتبقى طوال اليوم ، وبين وقت وآخر يحلق الذكر فوق النقط المعلمه لمدة قصيرة قبل أن يطير إلى النقطة التالية . ويعتقد أن الإناث تجذب بواسطة هذه الرائحة لأنها تنجذب إلى هذه الدائرة وتتابع مرور الذكور على النقط المعمله مسبقا يؤكد أن الذكر سيقابل أى أنثى تصل إلى هذه الدائره . وطول محيط هذه الدائره يختلف فالنحل القوى تكون قطر الدائرة التى يطير فيها أطول وقد سُجل محيط الدائرة فى النوع *B. Eerrestris* بمقدار ٢٧٥ مترا والتى وجد أنها تشمل ٢٧ نقطة معلمه بالفرمون . وتطير الذكور حول هذه الدائرة ٣٧ مرة كل ٩٠ دقيقة وتظل كل دائرة محتفظة بالرائحه لعدة أيام جاذبة للإناث ، ولكن فى الصباح نجد أن الذكر قد يهمل بعض النقاط المعلمه ويعلم نقطا اخرى بدلا منها فى نفس الدائرة . والرائحة التى تستخدم فى تعليم الدوائر تعتبر متخصصة للنوع .

سبل الاتصال فى نحل العسل : تنجذب شغالات النحل بعضها إلى بعض بواسطة رائحه تطلق من غده ناسانوف وتنطلق هذه الرائحه عن طريق ضغط الطرف البطنى حتى تكون الغده معرضه مباشرة للهواء واحيانا

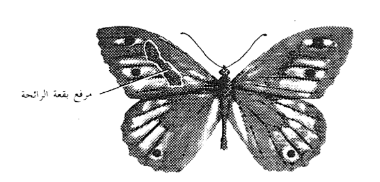
تستمر الاجنحه فى اهتزازاتها اثناء ذلك مما يخلق تياراً هوائيا فوق الغده يصل على انتشار هذه الرائحه وتنتشر فى مختلف الاتجاهات وعندما تتم التغذية على الخمائل السكرية وفوق اطباق التغذية أو أثناء الانتقال إلى جانب اخر من الخليه فان الشغالة التى تكون قد نجحت فى الرجوع إلى المستعمرة تقف بمدخل وتضرب بأجنحتها مع اطلاق الرائحه من غده ناسانوف حتى يتم نشر الرائحه ، وكنتيجة لذلك السلوك فأن الشغالة الباحثة عن الغذاء والعائدة إلى الخليه المفرزة من غده ناسانوف تعتبر متخصصه للنوع ولكن ليست متخصصة لمزرعه ما أو مستعمره ما وبالاضافة إلى ما يمكن أن تتجه فى الطريق الصحيح حتى ولو كان طيرانها تخليق أن تتجه فى الطريق الصحيح حتى ولو كان طيرانها لأول مره والرائحة – سبق فإن النحل له رائحه تتميز بها كل مستعمرة وهى صفة مكتسبة وهذه عباره عن رائحه مركبة تشتمل إفراز غدة ناسانوف مع روائح من مواد تكون الحشرات قد لا مستها اثناء نشاطها وما يمتصه الشمع المغطى لطبقة الكيوتيكل . ومثل هذه المواد تشمل اعضاء المستعمرة واقراص العسل واليرقات وكذلك الازهار التى تزورها الحشرات . لذلك فإن الرائحة الخاصة بالمستعمرة تختلف باختلاف حاله المستعمرة كما وأن لكل مستعمرة لها رائحتها المميزة الخاصة . وهذه الرائحه المميزة للمستعمرة تشجع على تعرف الأفراد بعضها لبعض وتنجذب الشغالات إلى الأزهار المميزة برائحة افراد المستعمرة التابعين لها اكثر من الازهار الخاصة بالمستعمرات الأخرى وهذا يؤدى إلى ثبات كبير فى سلوك الشغاله الباحثه عن الطعام .

٢٣ – ٤ مثيرات الشهوة Aphrodisiacs

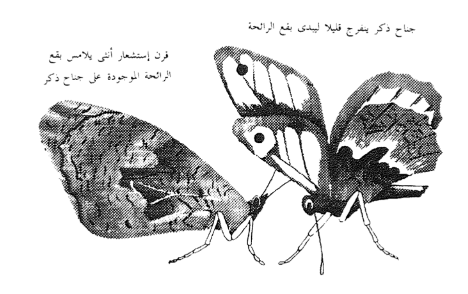
الجاذبات الجنسية لبعض حشرات حرشيفة الأجنحه تعمل على حدوث التزاوج عندما تكون بتركيز عالى ولكن فى حشرات كثيرة أخرى فإن بعض الروائح الخاصه تعمل على الاستعداد لعملية التزاوج عندما يجتمع الجنسان فى مكان واحد وبأى طريقة . ومثل هذه المثيرات للشهوة Aphrodisiac الجنسية يتم افرازها غالبا بواسطة ذكور حرشفية الأجنحة من غدد موجودة فى حراشيف خاصه بأجنحه تلك الذكور . فعلى سبيل المثال فإن ذكور حشرة *Eusemens Semele* يتبع الذكر الأنثى مستخدما حاسة الرؤية المباشرة وتنطلق منه تلك الرائحه التى تتعرف بها الأنثى على الذكر ففى حاله ما إذا كانت غير ملقحه فإنها تستقر لكى تتم عملية التلقيح . وتوجد حراشيف الرائحه فى الذكر على هيئة تجمعات تكون موجودة على السطح العلوى من الجناح الأمامى . وتتم عملية المغازلة بين الذكر والأنثى بأن يقف الذكر بمواجهة الأنثى مجنبا أمامها ويفرد الأجنحه جزئيا لكى تلامس قرون استشعار الأنثى منطقة الحراشيف التى تفرز منها مثيرات الشهوة وحينئذ تسمح الأنثى للذكر أن يلتف حولها وتتم عملية التزاوج . والذكر الذى تزال منه تلك الحراشيف ويجد صعوبه بالغه فى اجراء عمليه التزاوج . وتوجد الغدد التى تفرز مثيرات الشهوة كذلك فى افراد كثيرة من رتبة شبكية ، غشائية وثنائية الأجنحه ورتبة *Trichoptera* . وهذه الغدد تكون أحيانا موجوده فى الذكور وفى أحيان أخرى تكون موجوده فى الاناث . وبعض ذكور الصراصر تفرز مادة من غده ظهر بطنية أو صدرية تتغذى عليها الأنثى مما يجعلها تمتطى الذكر مسببه بذلك تسهيل عملية التزواج .

٢٣ – ٥ فرمونات الجراد Phermones of locusts

يعتبر الجراد من الحشرات شبه الاجتماعية التى تفرز فرمونات معينه تعمل على التعاون والتكافل فى المجتمع الحشرى . والذكور البالغه من الجراد الصحرواى والتى يكون لونها اصفرا تعجل من وصول الأناث والذكور



شكل (٢٣ ــ ٧) : ذكر حشرة *Eumenis* يبدو فيه موقع الرائحة على السطح العلوى للأجنحة الأمامية (عن : ساوث سنه ١٩٤١ وتنبرجن سنه ١٩٥١)



شكل (٢٣ ــ ٨) : ذكر حشرة *Eumenis* فيحنى فى اتجاه الانثى حتى تتمكن من ملامسة بقع الرائحة (عن تنبرجن سنه ١٩٥١) .

البالغه أو الغير ناضجه جنسيا إلى مرحله النضج الجنسى . والفرمون المسئول عن هذه العملية من المحتمل أن يكون إنتاجه فى خلايا البشره والتى تظهر من الذكور الناضجة . وهذه الخلايا تكون على هيئة اسطوانية وتحتوى على فراغات داخليه (شكل ٢٣ – ٩) وهذه الفرمونات تمر بعد ذلك إلى سطح الجليد عن طريق غدد البشرة والثقوب القنوية ، وتستقبل هذه الفرمونات بواسطة الافراد الآجرين إما كرائحه أو بالتلامس المباشر والطريقة الأخيره هى الأكثر تأثيرا ، وعند إقتراب الذكر البالغ فإن الافراد الأخرى تثار ثم تهتز قرون استشعارها وملامسها وأخيرا الأجزاء الخلفية من الفخذ . وما زالت كيفية تأثير الفرمون غير معروفه حتى الآن ولكن فعلها هو تنبية نشاط غده الكوربورا الاتا *Corpora allata* عن طريق الجهاز العصبى وهذا يؤدى إلى نضج الاعضاء الجنسية وظهور اللون الأصفر الزاهى فى الذكور . ولا يقوم الفرمون فقط بالاسراع من عملية النضج ولكنه يؤدى أيضا

إلى حدوث النضج فى المجتمع فى وقت متزامن Synchronisation ويعمل كلا من الفرمون المؤخر للنضج مع الفرمون النشط لعمليه النضج متلازمان على تزامن النضج الجنسى .

٢٣ - ٦ فرمونات الحشرات الاجتماعية

Pheromones of social insects

تنقسم هذه الفرمونات إلى مجموعتين طبقاً لوظائفها ، المجموعة الأولى تقوم بوظيفة الاتصال بين الشغاله والمجموعة الثانية تعمل على بقاء وتماسك المستعمره .

٢٣ - ٦ - ١ الاتصال فى النمل

اقتفاء الأثر فى النمل : كثير من انواع النمل يضع رائحه على الأرض فى خط سيره يمكنه بواسطتها الاستدلال على طريقه . وتنتج هذه الرائحه غده دوفور Dufour أو غد ه السم كما فى *Mytmicini* أو من غدة بافان Pavan كما فى Dolichoderinea أو من المعى الخلفى كما فى *Formicinae- Ponerne Dorylinae* . ويوزع الفورمون عن طريق ابره اللسع أو حافة الاسترنه البطنية السادسة أو فتحه الشرج . ويتكون الاثر اساسا من سلسلة من النقط المفرز فيها الرائحه تنتج بواسطة الشغاله للنمل عن طريق ملامسه بطن الشغاله للأرض.وهى تسير فى طريقها . وفى حشرات *Solenopsis* تكون هذه النقط غير مرئية ولكن فى حشره *Lasius fuliginosus* نقط سائلة توضع بواسطة الحشرات لذا فإن هذه البقع السائلة إذا استخدمت بواسطة عده حشرات من النمل فإنها تندمج مكونه فيلما مستمراً .. ومثل هذه الأنواع من الفرمونات تعتبر متخصصه للنوع . ولكن الفرمون الذى يخرج من غده السم كما فى *Aqllini* لا يكون متخصصا(Blum, سنه ١٩١١) . وبعض الفرمونات المستخدمة فى معرفة الطريق تستخدم فى الاستكشاف وبعضها يستخدم لتعريف الشغالات بمصدر الطعام . وتنتج فرمونات الاستكشاف بواسطة جنود النمل كما فى Dorylinae, Ponerinar وتضعها الشغالات العمياء بصورة مستمرة اثناء الطواف بحثا عن الطعام . ومثل هذه الأنواع ليس لها عش دائم ، ولكنها تكون مستعمرات مؤقته فى العراء ومنها تخرج للبحث عن الطعام فى خطوط عموديه . والرائحه المفرزة بواسطة الفرد تميز الطريق تكون غير ملموسة ولكن تجمع هذه الفرمونات فى كل عمود من الأعمدة على مسار المجموعة تكون كافيه للبقاء لعدة اسابيع فى الظروف الجافة . وبواسطة فرمونات الاثر فإن البحاثه عن الطعام تستطيع الرجوع إلى منطقة التجمع حامله معها الطعام .

كما اقترح أن الذكور بعد طيرانها تكون قادرة على العثور على الأثر ومتابعته حتى تصل إلى تجميع آخر به الملكات الجديدة حيث لا تكون قادرة على الطيران لعدم وجود اجنحه لها (أى الملكات) وتوضع ماده اقتفاء الأثر بواسطه الشغاله الراجعه إلى العش بعد عثورها على مصدر الطعام أو عثورها على مكان انسب للعش . ومثل هذه المواد التى تستخدم فى اقتفاء الأثر توضع بواسطة افراد الأجناس Formicinae, Dolicoderina, Mrmicinae وهى تختلف عن المواد المستخدمه للاستكشاف التى يستخدمها النمل المحارب حيث أن عمرها قصير وتعتمد على الاستخدام الثابت لبقائها .

REFERENCES

AGRELL, I. (1964). Physiological and biochemical changes during insect development. *in* Rockstein, M. (Ed.), *The physiology of Insecta*. vol. 1. Academic Press, New York.

ALBRECHT, F. O. (1953). *The anatomy of the migratory locust*. Athlone Press, London.

ALBRECHT, F. O. (1955). La densité des populations et la croissance chez *Schistocerca gregaria* (Forsk.) et *Nomadacris septemfasciata* (Serv.); la mue d'adjustement. *J. Agric. trop. Bot. appl.* 11: 109–192.

ALBRECHT, F. O. (1956). The anatomy of the red locust, *Nomadacris septemfasciata* Serville. *Anti-Locust Bull.* no. 23, 9 pp. · figs.

ALEXANDER, R. D. (1961). Aggressiveness, territoriality, and sexual behaviour in field crickets (Orthoptera: Gryllidae). *Behaviour* 17: 130–223.

ALEXANDER, R. D. (1964). The evolution of mating behaviour in arthropods. *Symp. R. ent. Soc. Lond.* 2: 78–94.

ALEXANDER, R. D. (1967). Acoustical communication in arthropods. *A. Rev. Ent.* 12: 495–526.

ALEXANDER, R. D. and MOORE, T. E. (1962). The evolutionary relationships of 17-year and 13-year cicadas, and three new species (Homoptera, Cicadidae, *Magicicada*). *Misc. Publs. Mus. Zool. Univ. Mich.* no. 121, 59 pp.

ALEXANDER, R. D., MOORE, T. E. and WOODRUFF, R. E. (1963). The evolutionary differentiation of stridulatory signals in beetles (Insecta: Coleoptera). *Anim. Behav.* 11: 111–115.

ANDERSEN, S. O. and WEIS-FOGH, T. (1964). Resilin. A rubberlike protein in arthropod cuticle. *Adv. Ins. Physiol.* 2: 1–66.

ANDERSON, D. S. (1960). The respiratory system of the egg-shell of *Calliphora erythrocephala*. *J. Insect Physiol.* 5: 120–128.

ANDERSON, D. S. (1965). Observations on female accessory glands of some Acridoidea, with particular reference to *Pyrgomorpha dispar* I. Bolivar. *Entomologist's mon. Mag.* 101: 16–17.

ANDERSON, D. S. (1966). The developmental anatomy and histology of the reproductive system in Acridoidea. Ph.D. Thesis, University of London.

ANDERSON, D. T. (1962). The embryology of *Dacus tryoni* (Frogg.) (Diptera, Trypetidae (= Tephritidae)), the Queensland fruit-fly. *J. Embryol. exp. Morph.* 10: 248–292.

ANDERSON, D. T. (1964). The embryology of *Dacus tryoni* 3. Origins of imaginal rudiments other than the principal discs. *J. Embryol. exp. Morph.* 12: 65–75.

ANDERSON, D. T. (1966). The comparative embryology of the Diptera. *A. Rev. Ent.* 11: 23–46.

ANDERSON, E. (1964). Oocyte differentiation and vitellogenesis in the roach *Periplaneta americana*. *J. Cell Biol.* 20: 131–155.

ANDERSON, J. M. (1950). A cytological and histological study of the testicular cyst-cells in the Japanese beetle. *Physiol. Zoöl.* 23: 308–316.

ANDERSON, T. F. and RICHARDS, A. G. (1942). An electron microscope study of some structural colours of insects. *J. appl. Phys.* 13: 748–758.

ANDREWARTHA, H. G. (1952). Diapause in relation to the ecology of insects. *Biol. Rev.* 27: 50–107.

APPLEBAUM, S. W., JANKOVIĆ, M., GROZDANOVIĆ, J. and MARINKOVIĆ, D. (1964). Compensation for temperature in the digestive metabolism of *Tenebrio molitor* larvae. *Physiol. Zoöl.* 37: 90–95.

ARVY, L. (1954). Données sur la leucopoièse chez *Musca domestica* L. *Proc. R. ent. Soc. Lond.* A, 29: 39–41.

ASAHINA, E. (1966). Freezing and frost resistance in insects. *in* Meryman, H. T. (Ed.), *Cryobiology*. Academic Press, London.

ASHHURST, D. E. (1965). The connective tissue tissue sheath of the locust nervous system: its development in the embryo. *Q. Jl microsc. Sci.* 106: 61–74.

ASHHURST, D. E. (1968). The connective tissues of insects. *A. Rev. Ent.* 13: 45–74.

AUCLAIR, J. L. (1963). Aphid feeding and nutrition. *A. Rev. Ent.* 8: 439–490.

AUTRUM, H. (1958). Electrophysiological analysis of the visual systems in insects. *Expl. Cell Res.* suppl. 5: 426–439.

AUTRUM, H. (1963). Anatomy and physiology of sound receptors in invertebrates. *in* Busnel, R.-G. (Ed.), *Acoustic behaviour of animals.* Elsevier Publishing Co., Amsterdam.

BADE, M. L. (1964). Biosynthesis of fatty acids in the roach *Eurycotis floridana. J. Insect Physiol.* 10: 333–342.

BAKER, J. M. (1963). Ambrosia beetles and their fungi with particular reference to *Platypus cylindrus*, Fab. *Symp. Soc. gen. Microbiol.* 13: 232–265.

BALDWIN, E. (1949). *Dynamic aspects of biochemistry*. Cambridge University Press.

BARETH, C. (1964). Structure et dépot des spermatophores chez *Campodea remyi. C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris* 259: 1572–1575.

BARLOW, H. B. (1952). The size of ommatidia in apposition eyes. *J. exp. Biol.* 29: 667–674.

BARNES, O. L. (1955). Effect of food plants on the lesser migratory grasshopper. *J. econ. Ent.* 48: 119–124.

BARRASS, R. (1960). The courtship behaviour of *Mormoniella vitripennis* Walk. (Hymenoptera, Pteromalidae). *Behaviour* 15: 185–209.

BARTON-BROWNE, L. B. (1964). Water regulation in insects. *A. Rev. Ent.* 9: 63–82.

BASTOCK, M. and MANNING, A. (1955). The courtship of *Drosophila melanogaster. Behaviour* 8: 85–111.

BATELLI, F. and STERN, L. (1913). Intensität des respiratorischen Gaswechsels der Insekten. *Biochem. Z.* 56: 50–58.

BAWA, S. R. (1964). Electron microscope study of spermiogenesis in a fire-brat insect, *Thermobia domestica* Pack. I. Mature spermatozoon. *J. Cell Biol.* 23: 431–446.

BEAMENT, J. W. L. (1946a). The formation and structure of the chorion of the egg in an hemipteran, *Rhodnius prolixus. Q. Jl microsc. Sci.* 87: 393–439.

BEAMENT, J. W. L. (1946b). The waterproofing process in eggs of *Rhodnis prolixus* Stähl. *Proc. R. Soc.* B, 133: 407–418.

BEAMENT, J. W. L. (1947). The formation and structure of the micropylar complex in the egg-shell of *Rhodnius prolixus* Stähl. (Heteroptera Reduviidae). *J. exp. Biol.* 23: 213–233.

BEAMENT, J. W. L. (1959). The waterproofing mechanism of arthropods. I. The effect of temperature on cuticle permeability in terrestrial insects and ticks. *J. exp. Biol.* 36: 391–422.

BEAMENT, J. W. L. (1960). Wetting properties of insect cuticle. *Nature, Lond.* 186: 408–409.

BEAMENT, J. W. L. (1961). The waterproofing mechanism of arthropods. II. The

permeability of the cuticle of some aquatic insects. *J. exp. Biol.* 38: 277–290.
BEAMENT, J. W. L. (1964). The active transport and passive movement of water in insects. *Adv. Ins. Physiol.* 2: 67–130.
BEARD, R. L. (1950). Experimental observations on coagulation of insect haemolymph. *Physiol. Zoöl.* 23: 47–57.
BEARD, R. L. (1953). Circulation; *in* Roeder, K. D. (Ed.), *Insect physiology*. Wiley and Sons, New York.
BEARD, R. L. (1963). Insect toxins and venoms. *A. Rev. Ent.* 8: 1–18.
BEENAKKERS, A. M. T. (1965). Transport of fatty acids in *Locusta migratoria* during sustained flight. *J. Insect Physiol.* 11: 879–888.
BEERMANN, W. and CLEVER, W. (1964). Chromosome puffs. *Scient. Am.* 210, no. 4: 50–58.
BENNET-CLARK, H. C. and LUCEY, E. C. A. (1967). The jump of the flea: A study of the energetics and a model of the mechanism. *J. exp. Biol.* 47: 59–76.
BENTLEY, D. R. and KUTSCH, W. (1966). The neuromuscular mechanism of stridulation in crickets (Orthoptera: Gryllidae). *J. exp. Biol.* 45: 151–164.
BERLAND, L. and GRASSÉ, P.-P. (1951). Super-ordre des Neuroptéroides. *in* Grassé, P.-P. (Ed.), *Traité de Zoologie* vol. 10. Masson et Cie., Paris.
BERRIDGE, M. J. (1965a). The physiology of excretion in the cotton stainer, *Dysdercus fasciatus* Signoret I. Anatomy, water excretion and osmoregulation. *J. exp. Biol.* 43: 511–521.
BERRIDGE, M. J. (1965b). The physiology of excretion in the cotton stainer, *Dysdercus fasciatus* Signoret III. Nitrogen excretion and excretary metabolism. *J. exp. Biol.* 43: 535–552.
BICK, G. H. and SULZBACH, D. (1966). Reproductive behaviour of the damselfly, *Hetaerina americana* (Fabricius) (Odonata: Calopterygidae). *Anim. Behav.* 14: 156–158.
BILLARD, G. and BRUYANT, C. (1905). Sur un mode particulier de locomotion de certains *Stenus*. *C. r. Séanc. Soc. Biol.* 59: 102–103.
BISHOP, D. W. (1962). Sperm motility. *Physiol. Rev.* 42: 1–59.
BLACKITH, R. E., DAVIES, R. G. and MOY, E. A. (1963). A biometric analysis of development in *Dysdercus fasciatus* Sign. (Hemiptera: Pyrrhocoridae). *Growth* 27: 317–334.
BLEST, A. D. (1957). The function of eyespot patterns in the Lepidoptera. *Behaviour* 11: 209–256.
BLEST, A. D. and COLLETT, T. S. (1965). Micro-electrode studies of the medial protocerebrum of some Lepidoptera—I. Responses to simple, binocular visual stimulation. *J. Insect Physiol.* 11: 1079–1103.
BLEST, A. D., COLLETT, T. S. and PYE, J. D. (1963). The generation of ultrasonic signals by a New World arctiid moth. *Proc. R. Soc.* B, 158: 196–207.
BLOCH, D. P. and BRACK, S. D. (1964). Evidence for the cytoplasmic synthesis of nuclear histone during spermiogenesis in the grasshopper *Chortophaga viridifasciata* (De Geer). *J. Cell Biol.* 22: 327–340.
BLUM, M. S. (1966). The source and specificity of trail pheromones in *Termitopone, Monomorium* and *Huberia,* and their relation to those of some other ants. *Proc. R. ent. Soc. Lond.* A, 41: 155–160.
BODENSTEIN, D. (1950). The postembryonic development of *Drosophila*. *in* Demerec, M. (Ed.), *Biology of Drosophila*. Wiley & Sons, New York.
BOECKH, J., KAISSLING, K. E. and SCHNEIDER, D. (1965). Insect olfactory receptors. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 30: 263–280.
BOETTIGER, E. G. (1960). Insect flight muscles and their basic physiology. *A. Rev. Ent.* 5: 1–16.

BONHAG, P. F. (1956). The origin and distribution of periodic acid-Schiff-positive substances in the oocyte of the earwig, *Anisolabis maritima* (Gènè). *J. Morph.* 99: 433–463.

BONHAG, P. F. (1958). Ovarian structure and vitellogenesis in insects. *A. Rev. Ent.* 3: 137–160.

BONHAG, P. F. and ARNOLD, W. J. (1961). Histology, histochemistry and tracheation of the ovariole sheaths in the American cockroach, *Periplaneta americana* (L.). *J. Morph.* 108: 107–129.

BONHAG, P. F. and WICK, J. R. (1953). The functional anatomy of the male and female reproductive systems of the milkweed bug, *Oncopeltus fasciatus* (Dallas) (Heteroptera: Lygaeidae). *J. Morph.* 93: 177–283.

BOURGOGNE, J. (1951). Ordre des Lépidoptères. *in* Grassé, P.-P. (Ed.), *Traité de Zoologie*. vol. 10. Masson et Cie., Paris.

BRADY, J. (1967a). Control of the circadian rhythm of activity in the cockroach. I. The role of the corpora cardiaca, brain and stress. *J. exp. Biol.* 47: 153–163.

BRADY, J. (1967b). Control of the circadian rhythm of activity in the rockroach. II. The role of the sub-oesophageal ganglion and ventral nerve cord. *J. exp. Biol.* 47: 165–178.

BRIAN, M. V. and BRIAN, A. D. (1952). The wasp *Vespula sylvestris* Scopoli: feeding, foraging and colony development. *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 103: 1–26.

BRINKHURST, R. O. (1959a). Alary polymorphism in the Gerroidea (Hemiptera-Heteroptera). *J. Anim. Ecol.* 28: 211–230.

BRINKHURST, R. O. (1959b). Studies on the functional morphology of *Gerris najas* De Geer (Hem. Het. Gerridae). *Proc. zool. Soc. Lond.* 133: 531–559.

BRINKHURST, R. O. (1963). Observations on wing-polymorphism in the Heteroptera. *Proc. R. ent. Soc. Lond.* A, 38: 15–22.

BROCHER, F. (1919). Les organs pulsatile méso—et métatergaux des Lépidoptères. *Archs Zool. exp. gén.* 58: 149–171.

BROOKS, M. A. (1963a). The microorganisms of healthy insects. *in* Steinhaus, E. A. (Ed.), *Insect pathology* vol. 1. Academic Press, New York.

BROOKS, M. A. (1963b). Symbiosis and aposymbiosis in arthropods. *Symp. Soc. gen. Microbiol.* 13: 200–231.

BROUGHTON, W. B. (1963). Method in bio-acoustic terminology. *in* Busnel, R.-G. (Ed.), *Acoustic behaviour of animals*. Elsevier, Amsterdam.

BROUGHTON, W. B. (1964). Function of the 'mirror' in tettigonioid Orthoptera. *Nature, Lond.* 201: 949–950.

BROUGHTON, W. B. (Ed.) (1965). *Colour and Life*. Institute of Biology, London.

BROWER, L. P. and JONES, M. A. (1965). Precourtship interaction of wing and abdominal sex glands in male *Danaus* butterflies. *Proc. R. ent. Soc. Lond.* A, 40: 147–151.

BROWN, A. W. A. (1958). Factors which attract *Aedes* mosquitoes to humans. *Proc. Xth Int. Congr. Ent.* 3: 757–764.

BROWN, E. S. (1965). Notes on the migration and direction of flight of *Eurygaster* and *Aelia* species (Hemiptera, Pentatomoidea) and their possible bearing on invasions of cereal crops. *J. Anim. Ecol.* 34: 93–108.

BROWN, R. G. B. (1965). Courtship in the *Drosophila obscura* group. II. Comparative studies. *Behaviour* 25: 281–323.

BROWNING, T. O. (1965). Observations on the absorption of water, diapause and embryogenesis in the eggs of the cricket *Teleogryllus commodus* (Walker). *J. exp. Biol.* 43: 433–439.

BROWNING, T. O. and FORREST, W. W. (1960). The permeability of the shell of the egg of *Acheta commodus* Walker (Orthoptera, Gryllidae). *J. exp. Biol.* 37: 213–217.

BRUES, C. T. (1946). *Insect dietary. An account of the food habits of insects.* Harvard University Press, Cambridge, Mass.

BRUNET, P. C. J. (1952). The formation of the ootheca by *Periplaneta americana* II. The

structure and function of the left colleterial gland. *Q. Jl microsc. Sci.* 93: 47–69.

BÜCHER, Th. (1965). Formation of the specific structural and enzymic pattern of the insect flight muscle. *in* Goodwin, T. W. (Ed.), *Aspects of insect biochemistry*. Academic Press, London.

BUCHTHAL, F., WEIS-FOGH, T. and ROSENFALCK, P. (1957). Twitch contractions of isolated flight muscle of locusts. *Acta physiol. scand.* 39: 246–276.

BUCK, J. B. (1948). The anatomy and physiology of the light organ in fireflies. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 49: 397–483.

BUCK, J. B. (1953). Physical properties and chemical composition of insect blood. *in* Roeder, K. (Ed.), *Insect physiology*. Wiley and Sons, New York.

BUCK, J. (1958). Cyclic CO_2 release in insects. IV. A theory of mechanism. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole* 114: 118–140.

BUCK, J. (1962). Some physical aspects of insect respiration. *A. Rev. Ent.* 7: 27–56.

BUCK, J. and KEISTER, M. (1955). Further studies of gas-filling in the insect tracheal system. *J. exp. Biol.* 32: 681–691.

BURKHARDT, D. (1960). Action potentials in the antennae of the blowfly (*Calliphora erythrocephala*) during mechanical stimulation. *J. Insect Physiol.* 4: 138–145.

BURKHARDT, D. (1962). Spectral sensitivity and other response characteristics of single visual cells in the arthropod eye. *Symp. Soc. exp. Biol.* 16: 86–109.

BURKHARDT, D. (1964). Colour discrimination in insects. *Adv. Ins. Physiol.* 2: 131–174.

BURSELL, E. (1956). The polypneustic lobes of the tsetse larva (*Glossina,* Diptera). *Proc. R. Soc.* B, 144: 275–286.

BURSELL, E. (1957). The effect of humidity on the activity of tsetse flies. *J. exp. Biol.* 34: 42–51.

BURSELL, E. (1960). Loss of water by excretion and defaecation in the tsetse fly. *J. exp. Biol.* 37: 689–697.

BURSELL, E. (1961). Post-teneral development of the thoracic musculature in tsetse flies. *Proc. R. ent. Soc. Lond.* A, 36: 69–74.

BURSELL, E. (1964a). Environmental aspects: temperature. *in* Rockstein, M. (Ed.), *The physiology of Insecta*. vol. 1. Academic Press, New York.

BURSELL, E. (1964b). Environmental aspects: humidity. *in* Rockstein, M. (Ed.), *The physiology of Insecta*. vol. 1. Academic Press, New York.

BURSELL, E. and JACKSON, C. H. N. (1957). Notes on the choriothete and milk gland of *Glossina* and *Hippobosca* (Diptera). *Proc. R. ent. Soc. Lond.* A, 32: 30–34.

BURTT, E. D. and UVAROV, B. P. (1944). Changes in wing pigmentation during the adult life of Acrididae (Orthoptera). *Proc. R. ent. Soc. Lond.* A, 19: 7–8.

BURTT, E. T. and CATTON, W. T. (1962a). A diffraction theory of insect vision. I. An experimental investigation of visual acuity and image formation in the compound eyes of three species of insects. *Proc. R. Soc.* B, 157: 53–82.

BURTT, E. T. and CATTON, W. T. (1962b). The resolving power of the compound eye. *Symp. Soc. exp. Biol.* 16: 72–85.

BURTT, E. T. and CATTON, W. T. (1966). Image formation and sensory transmission in the compound eye. *Adv. Ins. Physiol.* 3: 2–46.

BUTLER, C. G. (1962). *The world of the honeybee*. Collins, London.

BUTLER, C. G. (1964a). Recent work on the swarm cluster and on the behaviour of honeybee drones in the field. *Proc. R. ent. Soc. Lond.* C, 29: 12–13.

BUTLER, C. G. (1964b). Pheromones in sexual processes in insects. *Symp. R. ent. Soc. Lond.* 2: 66–77.

BUTLER, C. G. (1965). Sex attraction in *Andrena flavipes* Panzer (Hymenoptera: Apidae) with some observations on nest-site restriction. *Proc. R. ent. Soc. Lond.* A, 40: 77–80.

BUTLER, C. G. (1967). Insect pheromones. *Biol. Rev.* 42: 42–87.

BUTLER, C. G. and PATON, P. N. (1962). Inhibition of queen rearing by queen honey-bees (*Apis mellifera* L.) of different ages. *Proc. R. ent. Soc. Lond.* A, 37: 114–116.
BUXTON, P. A. (1955). *The natural history of tsetse flies*. Lewis & Co., London.

CALLAHAN, P. S. (1965). A photoelectric-photographic analysis of flight behaviour in the corn earworm, *Heliothis zea*, and other moths. *Ann. ent. Soc. Amer.* 58: 159–169.
CALLAHAN, P. S. (1965a). Intermediate and far infrared sensing of nocturnal insects. Part I. Evidences for a far infrared (FIR) electromagnetic theory of communication and sensing in moths and its relationship to the limiting biosphere of the corn earworm. *Ann. ent. Soc. Amer.* 58: 727–745.
CALLAHAN, P. S. (1965b). Intermediate and far infrared sensing of nocturnal insects. Part II. The compound eye of the corn earworm, *Heliothis zea*, and other moths as a mosaic optic-electromagnetic thermal radiometer. *Ann. ent. Soc. Amer.* 58: 746–755.
CAMPBELL, J. I. (1961). The anatomy of the nervous system of the mesothorax of *Locusta migratoria migratorioides* R. & F. *Proc. zool. Soc. Lond.* 137: 403–432.
CANDY, D. J. and KILBY, B. A. (1962). Studies on chitin synthesis in the desert locust. *J. exp. Biol.* 39: 129–140.
CARAYON, J. (1953a). Organe de Ribaga et fécondation hémocoelienne chez les *Xylocoris* du groupe *galactinus* (Hemipt. Anthocoridae). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris* 236: 1099–1101.
CARAYON, J. (1953b). Existence d'un double orifice génital et d'un tissu conducteur des spermatozoïdes chez les Anthocorinae (Hemipt. Anthocoridae). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris* 236: 1206–1208.
CARAYON, J. (1964). Un cas d'offrande nuptiale chez les Hétéroptères. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris* 259: 4815–4818.
CARLISLE, D. B. and ELLIS, P. E. (1962). Endocrine glands and phase in locusts. *Symp. genet.* 10: 219–224.
CARPENTER, G. D. H. and FORD, E. B. (1933). *Mimicry*. Methuen, London.
CARSON, H. L. (1945). A comparative study of the apical cell of the insect testis. *J. Morph.* 77: 141–155.
CARTHY, J. D. (1958). *An introduction to the behaviour of invertebrates*. Allen and Unwin, London.
CAZAL, P. (1948). Les glandes endocrines rétro-cérébrales des insectes (étude morphologique). *Bull. biol. Fr. Belg.* suppl. 32: 227 pp.
CHADWICK, L. E. (1953a). The motion of the wings. *in* Roeder, K. D. (Ed.), *Insect physiology*. Wiley & Sons, New York.
CHADWICK, L. E. (1953b). Aerodynamics and flight metabolism. *in* Roeder, K. D. (Ed.), *Insect physiology*. Wiley & Sons, New York.
CHANDLEY, A. C. (1966). Studies on oogenesis in *Drosophila melanogaster* with ^{3}H-thymidine label. *Expl. Cell Res.* 44: 201–215.
CHAO, H.-F. (1953). The external morphology of the dragonfly *Onychogomphus ardens* Needham. *Smithson. misc. Collns.* 122, no. 6: 1–56.
CHAPMAN, K. M. (1965). Campaniform sensilla on the tactile spines of the legs of the cockroach. *J. exp. Biol.* 42: 191–203. no. 6: 1–56.
CHAPMAN, R. F. (1957). Observations on the feeding of adults of the red locust (*Nomadacris septemfasciata* (Serville)). *Br. J. Anim. Behav.* 5: 60–75.
CHAPMAN, R. F. (1958). A field study of the potassium concentration in the blood of the red locust, *Nomadacris septemfasciata* (Serv.), in relation to its activity. *Anim. Behav.* 6: 60–67.
CHAPMAN, R. F. (1959a). Observations on the flight activity of the red locust, *Nomadacris septemfasciata* (Serville). *Behaviour* 14: 300–334.
CHAPMAN, R. F. (1959b). Field observations on the behaviour of hoppers of the red

locust (*Nomadacris septemfasciata* Serville). *Anti-Locust Bull.* no. 33, 51 pp.
CHAPMAN, R. F. (1959c). Some observations on *Pachyophthalmus africa* Curran (Diptera: Calliphoridae), a parasite of *Eumenes maxillosus* De Geer (Hymenoptera: Eumenidae). *Proc. R. ent. Soc. Lond.* A; 34: 1–6.
CHAPMAN, R. F. (1961). Some experiments to determine the methods used in host-finding by the tsetse fly, *Glossina medicorum* Austen. *Bull. ent. Res.* 52: 83–97.
CHAPMAN, R. F. (1964). The structure and wear of the mandibles in some African grasshoppers. *Proc. zool. Soc. Lond.* 142: 107–121.
CHAPMAN, R. F. (1965). The behaviour of nymphs of *Schistocerca gregaria* (Forskål) (Orthoptera, Acrididae) in a temperature gradient, with special reference to temperature preference. *Behaviour* 24: 283–317.
CHAPMAN, R. F. and ROBERTSON, I. A. D. (1958). The egg pods of some tropical African grasshoppers. *J. ent. Soc. Sth. Afr.* 21: 85–112.
CHEFURKA, W. (1965a). Intermediary metabolism of carbohydrates in insects. *in* Rockstein, M. (Ed.), *The physiology of Insecta*. vol. 2. Academic Press, New York.
CHEFURKA, W. (1965b). Intermediary metabolism of nitrogenous and lipid compounds in insects. *in* Rockstein, M. (Ed.), *The physiology of Insecta*. vol. 2. Academic Press, New York.
CHEFURKA, W. (1965c). Some comparative aspects of the metabolism of carbohydrates in insects. *A. Rev. Ent.* 10: 345–382.
CHEN, P. S. (1966). Amino acid and protein metabolism in insect development. *Adv. Ins. Physiol.* 3: 53–132.
CHEN, P. S. and BACHMANN-DIEM, C. (1964). Studies on the transamination reactions in the larval fat body of *Drosophila melanogaster*. *J. Insect Physiol.* 10: 819–830.
CHEN, P. S. and LEVENBOOK, L. (1966). Studies on the haemolymph proteins of the blowfly *Phormia regina*—I. Changes in ontogenetic patterns. *J. Insect Physiol.* 12: 1595–1609.
CHEN, S. H. (1946). Evolution of the insect larva. *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 97: 381–404.
CHURCH, N. S. (1960a). Heat loss and the body temperatures of flying insects. I. Heat loss by evaporation of water from the body. *J. exp. Biol.* 37: 171–185.
CHURCH, N. S. (1960b). Heat loss and the body temperatures of flying insects. II. Heat conduction within the body and its loss by radiation and convection. *J. exp. Biol.* 37: 186–212.
CLARE, S. and TAUBER, O. E. (1942). Circulation of haemolymph in the wings of the cockroach *Blatella germanica* L. III. Circulation in the articular membrane: the significance of this membrane, the pteralia, and wing folds as directive and speed controlling mechanisms in wing circulation. *Iowa St. Coll. J. Sci.* 16: 349–356.
CLARKE, K. U. (1957a). On the increase in linear size during growth in *Locusta migratoria* L. *Proc. R. ent. Soc. Lond.* A, 32: 35–39.
CLARKE, K. U. (1957b). On the role of the tracheal system in the post-embryonic growth of *Locusta migratoria* L. *Proc. R. ent. Soc. Lond.* A, 32: 67–79.
CLARKE, K. U. (1960). Studies on the relationships between air temperature and the internal body temperature of *Locusta migratoria*. *J. Insect Physiol.* 5: 23–36.
CLARKE, K. U. (1967). Insects and temperature. *in* Rose, A. H. (Ed.), *Thermobiology*. Academic Press, London.
CLARKE, K. U. and GILLOTT, C. (1967a). Studies on the effects of the removal of the frontal ganglion in *Locusta migratoria* L. I. The effect on protein metabolism. *J. exp. Biol.* 46: 13–25.
CLARKE, K. U. and GILLOTT, C. (1967b). Studies on the effects of the removal of the frontal ganglion in *Locusta migratoria* L. II. Ribonucleic acid synthesis. *J. exp. Biol.* 46: 27–34.

CLARKE, K. U. and LANGLEY, P. A. (1963). Studies on the initiation of growth and moulting in *Locusta migratoria migratorioides* R. & F. IV. The relationship between the stomatogastric nervous system and neurosecretion. *J. Insect Physiol.* 9: 423–430.
CLAUSEN, C. P. (1940). *Entomophagous insects.* McGraw Hill, New York.
CLEGG, J. S. and EVANS, D. R. (1961). The physiology of blood trehalose and its function during flight in the blowfly. *J. exp. Biol.* 38: 771–792.
CLEMENTS, A. N. (1959). Studies on the metabolism of locust fat body. *J. exp. Biol.* 36: 665–675.
CLEMENTS, A. N. (1963). *The physiology of mosquitoes.* Pergamon Press, Oxford.
CLEVER, U. (1965). The effect of ecdysone on gene activity patterns in giant chromosomes. *in* Karlson, P. (Ed.), *Mechanisms of hormone action.* Academic Press, London.
CLOUDSLEY-THOMPSON, J. L. (1962). Bioclimatic observations in the Red Sea hills and coastal plain, a major habitat of the desert locust. *Proc. R. ent. Soc. Lond.* A, 37: 27–34.
COLES, G. C. (1965). The haemolymph and moulting in *Rhodnius prolixus* Stål. *J. Insect Physiol.* 11: 1317–1323.
COLHOUN, E. H. (1963). The physiological significance of acetylcholine in insects and observations upon other pharmacologically active substances. *Adv. Ins. Physiol.* 1: 1–46.
COLLINS, H. R. and RICHTER, K. M. (1961). Ordinary and electron microscope studies on mitochondrial ultrastructural transformations attending spermatogenesis in the notonectid, *Buenea* sp. *Anat. Rec.* 139: 297–298.
COMSTOCK, J. H. (1918). *The wings of insects.* Comstock publishing Co., New York.
COOK, W. C. (1926). The effectiveness of certain paraffin derivatives in attracting flies. *J. agric. Res.* 32: 347–358.
CORBET, P. (1962). *A biology of dragonflies.* Witherby Ltd., London.
CORBET, P. S. and HADDOW, A. J. (1962). Diptera swarming high above the forest canopy in Uganda, with special reference to Tabanidae. *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 114: 267–284.
CORBET, P. S., LONGFIELD, C. and MOORE, N. W. (1960). *Dragonflies.* Collins, London.
COTT, H. B. (1957). *Adaptive coloration in animals.* Methuen, London.
COTTRELL, C. B. (1962a). The imaginal ecdysis of blowflies. Observations on the hydrostatic mechanisms involved in digging and expansion. *J. exp. Biol.* 39: 431–448.
COTTRELL, C. B. (1962b). The imaginal ecdysis of blowflies. Evidence for a change in the mechanical properties of the cuticle at expansion. *J. exp. Biol.* 39: 449–458.
COTTRELL, C. B. (1964). Insect ecdysis with particular emphasis on cuticular hardening and darkening. *Adv. Ins. Physiol.* 2: 175–218.
COUNCE, S. J. (1961). The analysis of insect embryogenesis. *A. Rev. Ent.* 6: 295–312.
COUNCE, S. J. (1963). Developmental morphology of polar granules in *Drosophila* including observations on pole cell behaviour and distribution during embryogenesis. *J. Morph.* 112: 129–145.
CRAGG, J. B. and COLE, P. (1956). Laboratory studies on the chemosensory reactions of blowflies. *Ann. appl. Biol.* 44: 478–491.
CRAIG, R. (1960). The physiology of excretion in the insect. *A. Rev. Ent.* 5: 53–68.
CRISP, D. J. (1964). Plastron respiration. *Recent Prog. Surf. Sci.* 2: 377–425.
CROMARTIE, R. I. T. (1959). Insect pigments. *A. Rev. Ent.* 4: 59–76.
CROMBIE, A. C. (1942). On oviposition, olfactory conditioning and host selection in *Rhizopertha dominica* Fab. (Insecta, Coleoptera). *J. exp. Biol.* 18: 62–79.
CROWSON, R. A. (1960). The phylogeny of Coleoptera. *A. Rev. Ent.* 5: 111–134.

DADD, R. H. (1960a). The nutritional requirements of locusts. I. Development of synthetic diets and lipid requirements. *J. Insect Physiol.* 4: 319–347.
DADD, R. H. (1960b). The nutritional requirements of locusts. II. Utilisation of sterols.

J. Insect Physiol. 5: 161–168.
DADD, R. H. (1960c). The nutritional requirements of locusts. III. Carbohydrate requirements and utilisation. *J. Insect Physiol.* 5: 301–316.
DADD, R. H. (1961a). The nutritional requirements of locusts. IV. Requirements for vitamins of the B complex. *J. Insect Physiol.* 6: 1–12.
DADD, R. H. (1961b). The nutritional requirements of locusts. V. Observations on essential fatty acids, chlorophyll, nutritional salt mixtures, and the protein or amino acid components of synthetic diets. *J. Insect Physiol.* 6: 126–145.
DADD, R. H. (1961c). Observations on the effects of carotene on the growth and pigmentation of locusts. *Bull. ent. Res.* 52: 63–81.
DADD, R. H. (1963). Feeding behaviour and nutrition in grasshoppers and locusts. *Adv. Ins. Physiol.* 1: 47–111.
DADD, R. H. (1964). A study of carbohydrate and lipid nutrition in the wax moth, *Galleria mellonella* (L.), using partially synthetic diets. *J. Insect Physiol.* 10: 161–178.
DANILEVSKII, A. S. (1965). *Photoperiodism and seasonal development of insects.* Oliver & Boyd, Edinburgh.
DAS, C. C., KAUFMANN, B. P. and GAY, H. (1964). Histone-protein transition in *Drosophila melanogaster*. I. Changes during spermatogenesis. *Expl Cell Res.* 35: 507–514.
DASS, C. M. S. and RIS, H. (1958). Submicroscopic organisation of the nucleus during spermiogenesis in the grasshopper. *J. biophys. biochem. Cytol.* 4: 129–132.
DAVEY, J. T. (1959). The African migratory locust (*Locusta migratoria migratorioides* Rch. and Frm., Orth.) in the Central Niger Delta. Part two. The ecology of *Locusta* in the semi-arid lands and seasonal movements of populations. *Locusta* 7: 1–180.
DAVEY, K. G. (1958). The migration of spermatozoa in the female of *Rhodnius prolixus* Stal. *J. exp. Biol.* 35: 694–701.
DAVEY, K. G. (1960). The evolution of spermatophores in insects. *Proc. R. ent. Soc. Lond.* A, 35: 107–113.
DAVEY, K. G. (1964). The control of visceral muscles in insects. *Adv. Ins. Physiol.* 2: 219–245.
DAVEY, K. G. (1965a). *Reproduction in the insects.* Oliver and Boyd, Edinburgh.
DAVEY, K. G. (1965b). Copulation and egg-production in *Rhodnius prolixus*: the role of the spermathecae. *J. exp. Biol.* 42: 373–378.
DAVEY, K. G. and TREHERNE, J. E. (1963a). Studies on crop function in the cockroach (*Periplaneta americana* L.) I. The mechanism of crop-emptying. *J. exp. Biol.* 40: 763–773.
DAVEY, K. G. and TREHERNE, J. E. (1963b). Studies on crop functions in the cockroach (*Periplaneta americana* L.) II. The nervous control of crop-emptying. *J. exp. Biol.* 40: 775–780.
DAVEY, P. M. (1954). Quantities of food eaten by the desert locust, *Schistocerca gregaria* (Forsk.), in relation to growth. *Bull. ent. Res.* 45: 539–551.
DAVID, W. A. L. and GARDINER, B. O. C. (1962). Oviposition and the hatching of the eggs of *Pieris brassicae* (L.) in a laboratory culture. *Bull. ent. Res.* 53: 91–109.
DAVIES, L. (1965). On spermatophores in Simuliidae (Diptera). *Proc. R. ent. Soc. Lond.* A, 40: 30–34.
DAVIES, R. G. (1966). The postembryonic development of *Hemimerus vicinus*, Rehn & Rehn (Dermaptera: Hemimeridae). *Proc. R. ent. Soc. Lond.* A, 41: 67–77.
DAVIS, H. (1961). Some principles of sensory receptor action. *Physiol. Rev.* 41: 391–416.
DAVIS, N. T. (1964). Studies on the reproductive physiology of Cimicidae (Hemiptera)—I. Fecundation and egg maturation. *J. Insect Physiol.* 10: 947–963.
DAY, M. F. (1941). Pigment migration in the eyes of the moth, *Ephestia kuehniella* Zelle. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole* 80: 275–291.
DAY, M. F. and WATERHOUSE, D. F. (1953). The mechanism of digestion. *in* Roeder,

K. D. (Ed.), *Insect physiology*. Wiley and Sons, New York.
DEBAISIEUX, P. (1938). Organes scolopidiaux des pattes d'insectes. *Cellule* 47: 77–202.
DELPHIN, F. (1965). The histology and possible functions of neurosecretory cells in the ventral ganglia of *Schistocerca gregaria* Forskål (Orthoptera: Acrididae). *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 117: 167–214.
DENIS, R. (1949). Sous-classe des Aptérygotes. *in* Grassé, P.-P. (Ed.), *Traité de Zoologie.* vol. 9. Masson et Cie., Paris.
DENNELL, R. (1946). A study of an insect cuticle: the larval cuticle of *Sarcophaga falculata* Pand. (Diptera). *Proc. R. Soc.* B, 133: 348–373.
DENNELL, R. (1947). A study of an insect cuticle: the formation of the puparium of *Sarcophaga falculata* Pand. (Diptera). *Proc. R. Soc.* B, 134: 79–110.
DENNELL, R. and MALEK, S. R. A. (1955). The cuticle of the cockroach *Periplaneta americana* II. The epicuticle. *Proc. R. Soc.* B, 143: 239–257.
DETHIER, V. G. (1942). The dioptric apparatus of the lateral ocelli. I. The corneal lens. *J. cell. comp. Physiol.* 19: 301–313.
DETHIER, V. G. (1943). The dioptric apparatus of the lateral ocelli. II. Visual capacities of the ocellus. *J. cell. comp. Physiol.* 22: 115–126.
DETHIER, V. G. (1947a). The response of hymenopterous parasites to chemical stimulation of the ovipositor. *J. exp. Zool.* 105: 199–207.
DETHIER, V. G. (1947B). *Chemical insect attractants and repellants*. Lewis & Co., London.
DETHIER, V. G. (1953). Chemoreception. *in* Roeder, K. D. (Ed.), *Insect physiology*. Wiley & Sons, New York.
DETHIER, V. G. (1962). Chemoreceptor mechanisms in insects. *Symp. Soc. exp. Biol.* 16: 180–196.
DETHIER, V. G. (1963). *The physiology of insect senses*. Methuen, London.
DETHIER, V. G. (1966). Feeding behaviour. *Symp. R. ent. Soc. Lond.* 3: 46–58.
DETHIER, V. G. and CHADWICK, L. E. (1948). Chemoreception in insects. *Physiol. Rev.* 28: 220–254.
DETHIER, V. G., EVANS, D. R. and RHOADES, M. V. (1956). Some factors controlling the ingestion of carbohydrates by the blowfly. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole* 111: 204–222.
DETHIER, V. G. and GELPERIN, A. (1967). Hyperphagia in the blowfly. *J. exp. Biol.* 47: 191–200.
DICKINS, G. R. (1936). The scent glands of certain Phycitidae (Lepidoptera). *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 85: 331–362.
DIGBY, P. S. B. (1955). Factors affecting the temperature excess of insects in sunshine. *J. exp. Biol.* 32: 279–298.
DIGBY, P. S. B. (1958a). Flight activity in the blowfly, *Calliphora erythrocephala,* in relation to light and radiant heat, with special reference to adaptation. *J. exp. Biol.* 35: 1–19.
DIGBY, P. S. B. (1958b). Flight activity in the blowfly, *Calliphora erythrocephala,* in relation to wind speed, with special reference to adaptation. *J. exp. Biol.* 35: 776–795.
DIXEY, F. A. (1932). The plume-scales of the Pierinae. *Trans. ent. Soc. Lond.* 80: 57–75.
DOWNES, J. A. (1955). Observations on the swarming flight and mating of *Culicoides* (Diptera: Ceratopogonidae). *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 106: 213–236.
DOWNES, J. A. (1958). The feeding habits of biting flies and their significance in classification. *A. Rev. Ent.* 3: 249–266.
DRUMMOND, F. H. (1953). The eversible vesicles of *Campodea* (Thysanura). *Proc. R. ent. Soc. Lond.* A, 28: 145–148.
DUMORTIER, B. (1963a). Morphology of sound emission apparatus in Arthropoda. *in* Busnel, R.-G. (Ed.). *Acoustic behaviour of animals*. Elsevier, Amsterdam.
DUMORTIER, B. (1963b). The physical characteristics of sound emissions in Arthropoda.

in Busnel, R.-G. (Ed.), *Acoustic behaviour of animals*. Elsevier, Amsterdam.
DUPONT-RAABE, M. (1957). Les mécanismes de l'adaptation chromatique chez les insectes. *Arch. Zool. exp. gén.* 94: 61–294.
DUPORTE, E. M. (1946). Observations on the morphology of the face in insects. *J. Morph.* 79: 371–417.
DUPORTE, E. M. (1957). The comparative morphology of the insect head. *A. Rev. Ent.* 2: 55–70.

EASSA, Y. E. E. (1953). The development of imaginal buds in the head of *Pieris brassicae* Linn. (Lepidoptera). *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 104: 39–50.
EASTHAM, L. E. S. (1930). The formation of germ layers in insects. *Biol. Rev.* 5: 1–29.
EASTHAM, L. E. S. and EASSA, Y. E. E. (1955). The feeding mechanism of the butterfly *Pieris brassicae* L. *Phil. Trans. R. Soc.* B, 239: 1–43.
EDNEY, E. B. (1957). *The water relations of terrestrial arthropods*. Cambridge University Press.
EDWARDS, G. A. (1953). Respiratory metabolism. *in* Roeder, K. D. (Ed.), *Insect physiology*. Wiley and Sons, New York.
EDWARDS, G. A. (1960). Insect micromorphology. *A. Rev. Ent.* 5: 17–34.
EDWARDS, G. A., RUSKA, H. and HARVEN, E. de (1958). The fine structure of insect tracheoblasts, tracheae and tracheoles. *Arch. Biol.* 69: 351–369.
EDWARDS, J. S. (1961). On the reproduction of *Prionoplus reticularis* (Coleoptera, Cerambycidae), with general remarks on reproduction in the Cerambycidae. *Q. Jl microsc. Sci.* 102: 519–529.
EDWARDS, J. S. (1963). Arthropods as predators. *Viewpoints in Biology* 2: 85–114.
EDWARDS, J. S. (1964). Diuretic function of the labial glands in adult giant silk moths, *Hyalophora cecropia*. *Nature, Lond.* 203: 668–669.
EDWARDS, R. L. (1955). The host-finding and oviposition behaviour of *Mormoniella vitripennis* (Walker) (Hym., Pteromalidae), a parasite of muscoid flies. *Behaviour* 7: 88–112.
EISNER, T. (1953). The histology of a sense organ in the labial palps of Neuroptera. *J. Morph.* 93: 109–121.
EISNER, T. and KAFATOS, F. C. (1962). Defence mechanisms of arthropods. X. A pheromone promoting aggregation in an aposematic distasteful insect. *Psyche, Camb.* 69: 53–61.
ELLIS, P. E. (1951). The marching behaviour of hoppers of the African migratory locust (*Locusta migratoria migratorioides* R. & F.) in the laboratory. *Anti-Locust Bull.* no. 7, 46 pp.
ELLIS, P. E. and CARLISLE, D. B. (1961). The prothoracic gland and colour change in locusts. *Nature, Lond.* 190: 368–369.
ELLIS, P. E. and HOYLE, G. (1954). A physiological interpretation of the marching of hoppers of the African migratory locust (*Locusta migratoria migratorioides* R. & F.). *J. exp. Biol.* 31: 271–279.
ELTRINGHAM, H. (1913). On the scent apparatus in the male of *Amauris niavius* Linn. *Trans. ent. Soc. Lond.* 1913, 399–406.
ELTRINGHAM, H. (1933). *The senses of insects*. Methuen, London.
EMDEN, F. I. van (1946). Egg-bursters in some more families of polyphagous beetles and some general remarks on egg-bursters. *Proc. R. ent. Soc. Lond.* A, 21: 89–97.
ENGELMANN, F. (1968). Endocrine control of reproduction in insects. *A. Rev. Ent.* 13: 1–27.
ERIKSEN, C. H. (1963). Respiratory regulation in *Ephemera simulans* (Walker) and *Hexagenia limbata* (Serville) (Ephemeroptera). *J. exp. Biol.* 40: 455–468.
ESCHENBERG, K. M. and DUNLAP, H. L. (1966). The histology and histochemistry of oogenesis in the water strider, *Gerris remigis* Say. *J. Morph.* 118: 297–316.

EVANS, A. C. (1939). The utilisation of food by certain lepidopterous larvae. *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 89: 13–22.
EVANS, W. A. L. and PAYNE, D. W. (1964). Carbohydrases of the alimentary tract of the desert locust, *Schistocerca gregaria* Forsk. *J. Insect Physiol.* 10: 657–674.
EVANS, W. G. (1964). Infra-red receptors in *Melanophila acuminata* DeGeer. *Nature, Lond.* 202: 211.
EWING, A. W. (1964). The influence of wing area on the courtship behaviour of *Drosophila melanogaster*. *Anim. Behav.* 12: 316–320.
EWING, A. and HOYLE, G. (1965). Neuronal mechanisms underlying control of sound production in a cricket: *Acheta domesticus*. *J. exp. Biol.* 43: 139–153.

FAHMY, O. G. (1952). The cytology and genetics of *Drosophila subobscura*. VI. Maturation, fertilisation and cleavage in normal eggs and in the presence of the *cross-over suppressor* gene. *J. Genet.* 50: 486–506.
FINLAYSON, L. H. and LOWENSTEIN, O. (1958). The structure and function of abdominal stretch receptors in insects. *Proc. R. Soc.* B, 148: 433–449.
FINLAYSON, L. H. and MOWAT, D. J. (1963). Variations in histology of abdominal stretch receptors of saturniid moths during development. *Q. Jl microsc. Sci.* 104: 243–251.
FLANDERS, S. E. (1942). Oosorption and ovulation in relation to oviposition in the parasitic Hymenoptera. *Ann. ent. Soc. Am.* 35: 251–266.
FLORKIN, M. and JEUNIAUX, C. (1964). Haemolymph: composition. *in* Rockstein, M. (Ed.), *The physiology of Insecta*. vol. 3. Academic Press, New York.
FOX, D. L. (1953). *Animal biochromes and structural colours*. Cambridge University Press.
FOX, H. M. and VEVERS, G. (1960). *The nature of animal colours*. Sidgwick and Jackson, London.
FRAENKEL, G. and BLEWETT, M. (1944). The utilisation of metabolic water in insects. *Bull. ent. Res.* 35: 127–139.
FRAENKEL, G. S. and GUNN, D. L. (1940). *The orientation of animals*. Oxford University Press.
FRAENKEL, G. and HSIAO, C. (1965). Bursicon, a hormone which mediates tanning of the cuticle in the adult fly and other insects. *J. Insect Physiol.* 11: 513–556.
FREE, J. B. and BUTLER, C. G. (1959). *Bumblebees*. Collins, London.
FRENCH, R. A. (1965). Long range dispersal of insects in relation to synoptic meteorology. *Proc. XIIth. Int. Congr. Ent.* 418–419.
FRIEND, W. G. (1958). Nutritional requirements of phytophagous insects. *A. Rev. Ent.* 3: 57–74.
FRIEND, W. G., SALKELD, E. H. and STEVENSON, I. L. (1959). Nutrition of onion maggots, larvae of *Hylemya antiqua* (Meig.), with reference to other members of the genus *Hylemya*. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 77: 384–393.
FRINGS, H. and FRINGS, M. (1949). The loci of contact chemoreceptors in insects. *Am. Midl. Nat.* 41: 602–658.
FRISCH, K. von (1950). *Bees. Their vision, chemical senses, and language*. Cornell University Press, New York.
FRISCH, K. von, LINDAUER, M. and DAUMER, K. (1960). Über die Wahrnehmung polarisierten Lichtes durch das Bienenauge. *Experientia* 16: 289–301.

GABE, L. (1966). *Neurosecretion*. Pergamon Press, London.
GANAGARAJAH, M. (1965). The neuro-endocrine complex of adult *Nebria brevicollis* (F.) and its relation to reproduction. *J. Insect Physiol.* 11: 1377–1388.
GANGWERE, S. K. (1960). Notes on drinking and the need for water in Orthoptera. *Can. Ent.* 92: 911–915.

GARDNER, A. E. (1960). A key to the larvae of the British Odonata. *in* Corbet, P. S., Longfield, C. and Moore, N. W., *Dragonflies*. Collins, London.

GERE, G. (1956). Investigations concerning the energy turn-over of the *Hyphantria cunea* Drury caterpillars. *Opusc. zool. Bpest.* 1: 29–32.

GEROULD, J. H. (1938). Structure and action of the heart of *Bombyx mori* and other insects. *Acta zool., Stockh.* 19: 297–352.

GETTRUP, E. (1962). Thoracic proprioceptors in the flight systems of locusts. *Nature, Lond.* 193: 498–499.

GETTRUP, E. (1963). Phasic stimulation of a thoracic stretch receptor in locusts. *J. exp. Biol.* 40: 323–333.

GETTRUP, E. (1965). Sensory mechanisms in locomotion. The campaniform sensilla of the insect wing and their function during flight. *Cold Spring Harb. Symp. quant. Biol.* 30: 615–622.

GETTRUP, E. (1966). Sensory regulation of wing twisting in locusts. *J. exp. Biol.* 44: 1-16.

GEYER-DUSZYŃSKA, I. (1959). Experimental research on chromosome elimination in Cecidomyidae (Diptera). *J. exp. Zool.* 141: 391–447.

GHILAROV, M. S. (1949). *The peculiarities of the soil as an environment and its significance in the evolution of insects.* (in Russian). Moskva, Leningrad.

GILBERT, L. I. (1964). Physiology of growth and development: endocrine aspects. *in* Rockstein, M. (Ed.), *The physiology of Insecta*. vol. 1. Academic Press, New York.

GILBERT, L. I. and SCHNEIDERMAN, H. A. (1961). Some biochemical aspects of insect metamorphosis. *Am. Zoologist* 1: 11–51.

GILBY, A. R. (1965). Lipids and their metabolism in insects. *A. Rev. Ent.* 10: 141–160.

GILL, K. S. (1964). Epigenetics of the promorphology of the egg in *Drosophila melanogaster*. *J. exp. Zool.* 155: 91–104.

GILLETT, J. D. and WIGGLESWORTH, V. B. (1932). The climbing organ of an insect, *Rhodnius prolixus* (Hemiptera; Reduviidae). *Proc. R. Soc.* B, 111: 364–376.

GILMOUR, D. (1961). *The biochemistry of insects*. Academic Press, New York and London.

GILMOUR, D. (1965). *The metabolism of insects*. Oliver and Boyd, Edinburgh.

GILMOUR, D. and ROBINSON, P. M. (1964). Contraction in glycerinated myofibrils of an insect (Orthoptera, Acrididae). *J. Cell Biol.* 21: 385–396.

GIVEN, B. B. (1954). Evolutionary trends in the Thynninae with special reference to feeding habits of Australian species. *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 105: 1–10.

GOLDSMITH, T. H. (1962). Fine structure of the retinulae in the compound eye of the honey-bee. *J. Cell Biol.* 14: 489–494.

GOLDSMITH, T. H. (1964). The visual system of insects. *in* Rockstein, M. (Ed.), *The physiology of Insecta*. vol. 1. Academic Press, New York.

GOLDSMITH, T. H. and PHILPOTT, D. E. (1957). The microstructure of the compound eyes of insects. *J. biophys. biochem. Cytol.* 3: 429–438.

GOLDSMITH, T. H. and WARNER, L. T. (1964). Vitamin A in the vision of insects. *J. Gen. Physiol.* 47: 433–441.

GOODCHILD, A. J. P. (1963a). Some new observations on the intestinal structures concerned with water disposal in sap-sucking Hemiptera. *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 115: 217–237.

GOODCHILD, A. J. P. (1963b). Studies on the functional anatomy of the intestines of Heteroptera. *Proc. zool. Soc. Lond.* 141: 851–910.

GOODCHILD, A. J. P. (1966). Evolution of the alimentary canal in the Hemiptera. *Biol. Rev.* 41: 97–140.

GOODHUE, D. (1963). Some differences in the passage of food through the intestines of the desert and migratory locusts. *Nature, Lond.* 200: 288–289.

GOODMAN, L. J. (1960). The landing responses of insects. 1. The landing response of the

fly, *Lucilia sericata*, and other Calliphorinae. *J. exp. Biol.* 37: 854–878.
GOODMAN, L. J. (1965). The role of certain optomotor reactions in regulating stability in the rolling plane during flight in the desert locust, *Schistocerca gregaria*. *J. exp. Biol.* 42: 385–408.
GOODWIN, T. W. (1952). The biochemistry of locust pigmentation. *Biol. Rev.* 27: 439–460.
GORDON, H. T. (1959). Minimal nutritional requirements of the German roach *Blattella germanica* L. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 77: 290–351.
GRASSÉ, P.-P. (1949). Ordre des Isoptères ou termites. *in* Grassé, P.-P. (Ed.), *Traité de Zoologie*. vol. 9. Masson et Cie., Paris.
GRASSÉ, P.-P. (1952a). La symbiose flagellés—termites. *in* Grassé, P.-P. (Ed.), *Traité de Zoologie*. vol. 1. Masson et Cie., Paris.
GRASSÉ, P.-P. (1952b). Roles des flagellés symbiotiques chez les blattes et les termites. *Tijdschr. Ent.* 95: 70–80.
GRASSÉ, P.-P. and GHARAGOZLOU, I. (1963). L'ergastoplasme et la genèse des protéines dans le tissu adipeux royal du termite à cou jaune. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris* 257: 3546–3548.
GRASSÉ, P.-P. and GHARAGOZLOU, I. (1964). Sur une nouvelle sorte de cellules du tissu adipeux royal de *Calotermes flavicollis* (Insecte isoptère): l'endolophocyte. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris* 258: 1045–1047.
GRAY, E. G. (1960). The fine structure of the insect ear. *Phil. Trans. R. Soc.* B, 243: 75–94.
GRAY, J. (1944). Studies in the mechanics of the tetrapod skeleton. *J. exp. Biol.* 20: 88–116.
GRAY, J. (1953). Undulatory propulsion. *Q. Jl microsc. Sci.* 94: 551–578.
GRÉGOIRE, C. (1951). Blood coagulation in arthropods. II. Phase contrast microscopic observations on haemolymph coagulation in sixty-one species of insects. *Blood* 6: 1173–1198.
GRÉGOIRE, C. (1964). Haemolymph coagulation. *in* Rockstein, M. (Ed.), *The physiology of Insecta*. vol. 3. Academic Press, New York.
GREGORY, G. E. (1965). The formation and fate of the spermatophore in the African migratory locust *Locusta migratoria migratorioides* Reiche and Fairmaire. *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 117: 33–66.
GRESSITT, J. L., COATSWORTH, J. and YOSHIMOTO, C. M. (1962). Air-borne insects trapped on 'Monsoon expedition'. *Pacif. Insects* 4: 319–323.
GRIFFIN, D. R., WEBSTER, F. A. and MICHAEL, C. R. (1960). The echolocation of flying insects by bats. *Anim. Behav.* 8: 141–154.
GUNN, D. L. and HOPF, H. S. (1942). The biology and behaviour of *Ptinus tectus* Boie. (Coleoptera, Ptinidae), a pest of stored products. II. The amount of locomotory activity in relation to experimental and to previous temperatures. *J. exp. Biol.* 18: 278–289.
GUNN, D. L. and HUNTER-JONES, P. (1952). Laboratory experiments on phase differences in locusts. *Anti-Locust Bull.* no. 12: 1–29.

HACKMAN, R. H. (1953). Chemistry of insect cuticle. 1. The water-soluble proteins. *Biochem. J.* 54: 362–367.
HACKMAN, R. H. (1964). Chemistry of the insect cuticle. *in* Rockstein, M. (Ed.), *The physiology of Insecta*. vol. 3. Academic Press, New York.
HADDOW, A. J. (1961). Entomological studies from a high tower in Mpanga Forest, Uganda. VII. The biting behaviour of mosquitoes and tabanids. *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 113: 315–335.
HADDOW, A. J. and CORBET, P. S. (1961). Entomological studies from a high tower in Mpanga Forest, Uganda. V. Swarming activity above the forest. *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 113: 284–300.

REFERENCES

HAGAN, H. R. (1951). *Embryology of the viviparous insects*. Ronald Press Co., New York.

HAGEN, K. S. (1962). Biology and ecology of predaceous Coccinellidae. *A. Rev. Ent.* 7: 289–326.

HAMAMURA, Y., HAYASHIYA, K., NAITO, K., MATSUURA, K. and NISHIDA, J. (1962). Food selection by silkworm larvae. *Nature, Lond.* 194: 754–755.

HAMILTON, A. G. (1936). The relation of humidity and temperature to the development of three species of African locusts—*Locusta migratoria migratorioides* (R. and F.), *Schistocerca gregaria* (Forsk.), *Nomadacris septemfasciata* (Serv.). *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 85: 1–60.

HAMILTON, A. G. (1950). Further studies on the relation of humidity and temperature to the development of two species of African locusts—*Locusta migratoria migratorioides* (R. and F.) and *Schistocerca gregaria* (Forsk.). *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 101: 1–58.

HAMILTON, A. G. (1955). Parthenogenesis in the desert locust (*Schistocerca gregaria* Forsk.) and its possible effect on the maintenance of the species. *Proc. R. ent. Soc. Lond.* A, 30: 103–114.

HAMILTON, A. G. (1964). The occurrence of periodic and continuous discharge of carbon dioxide by male desert locusts (*Schistocerca gregaria* Forskål) measured by an infra-red gas analyser. *Proc. R. Soc.* B, 160: 373–395.

HARKER, J. E. (1960). Internal factors controlling the suboesophageal ganglion neurosecretory cycle in *Periplaneta americana* L. *J. exp. Biol.* 37: 164–170.

HARKER, J. E. (1961). Diurnal rhythms. *A. Rev. Ent.* 6: 131–146.

HARKER, J. E. (1964). *The physiology of diurnal rhythms*. Cambridge University Press.

HARKER, J. E. (1965). The effect of a biological clock on the development rate of *Drosophila* pupae. *J. exp. Biol.* 42: 323–337.

HARMSEN, R. (1966). The excretory role of pteridines in insects. *J. exp. Biol.* 45: 1–13.

HARTLEY, J. C. (1961). The shell of acridid eggs. *Q. Jl microsc. Sci.* 102: 249–255.

HARTLEY, J. C. (1962). The egg of *Tetrix* (Tetrigidae, Orthoptera), with a discussion on the probable significance of the anterior horn. *Q. Jl microsc. Sci.* 103: 253–259.

HARTLEY, J. C. (1965). The structure and function of the egg-shell of *Deraeocoris rubar* L. (Heteroptera, Miridae). *J. Insect Physiol.* 11: 103–109.

HARTLINE, H. K., WAGNER, H. G. and RATLIFF, F. (1956). Inhibition in the eye of *Limulus*. *J. gen. Physiol.* 39: 651–673.

HARVEY, W. R. (1962). Metabolic aspects of insect diapause. *A. Rev. Ent.* 7: 57–80.

HARVEY, W. R. and HASKELL, J. A. (1966). Metabolic control mechanisms in insects. *Adv. Ins. Physiol.* 3: 133–206.

HASEGAWA, K. and YAMASHITA, O. (1965). Studies on the mode of action of the diapause hormone in the silkworm, *Bombyx mori* L. VI. The target organ of the diapause hormone. *J. exp. Biol.* 43: 271–277.

HASKELL, P. T. (1956). Hearing in certain Orthoptera. II. The nature of the response of certain receptors to natural and imitation stridulation. *J. exp. Biol.* 33: 767–776. 1.

HASKELL, P. T. (1957a). Stridulation and associated behaviour in certain Orthoptera. 1. Analysis of the stridulation of, and behaviour between, males. *Anim. Behav.* 5: 139–148.

HASKELL, P. T. (1957b). The influence of flight noise on behaviour in the desert locust *Schistocerca gregaria* (Forsk.). *J. Insect Physiol.* 1: 52–75.

HASKELL, P. T. (1958). Stridulation and associated behaviour in certain Orthoptera. 2. Stridulation of females and their behaviour with males. *Anim. Behav.* 6: 27–42.

HASKELL, P. T. (1960a). Stridulation and associated behaviour in certain Orthoptera. 3. The influence of the gonads. *Anim. Behav.* 8: 76–81.

HASKELL, P. T. (1960b). The sensory equipment of the migratory locust. *Symp. zool. Soc. Lond.* 3: 1–23.

HASKELL, P. T. (1961). *Insect sounds*. Witherby, London.

HASKELL, P. T. (1964). Sound production. *in* Rockstein, M. (Ed.), *The physiology of Insecta.* vol. 1. Academic Press, New York.

HASKELL, P. T. (1966). Flight behaviour. *Symp. R. ent. Soc. Lond.* 3: 29–45.

HASKELL, P. T. and MOORHOUSE, J. E. (1963). A blood-borne factor influencing the activity of the central nervous system of the desert locust. *Nature, Lond.* 197: 56–58.

HASKELL, P. T., PASKIN, M. W. J. and MOORHOUSE, J. E. (1962). Laboratory observations on factors affecting the movements of hoppers of the desert locust. *J. Insect Physiol.* 8: 53–78.

HATHAWAY, D. S. and SELMAN, G. G. (1961). Certain aspects of cell lineage and morphogenesis studied in embryos of *Drosophila melanogaster* with an ultra-violet micro-beam. *J. Embryol. exp. Morph.* 9: 310–325.

HAYWARD, K. J. (1953). Migration of butterflies in Argentina during the spring and summer of 1951–52. *Proc. R. ent. Soc. Lond.* A, 28: 63–73.

HEATH, J. E. and ADAMS, P. A. (1965). Temperature regulation in the sphinx moth during flight. *Nature, Lond.* 205: 309–310.

HENSON, H. (1932). The development of the alimentary canal in *Pieris brassicae* and the endodermal origin of the Malpighian tubules of insects. *Q. Jl microsc. Sci.* 75: 283–305.

HENSON, H. (1944). The development of the Malpighian tubules of *Blatta orientalis* (Orthoptera). *Proc. R. ent. Soc. Lond.* A, 19: 73–91.

HENSON, H. (1946). The theoretical aspect of insect metamorphosis. *Biol. Rev.* 21: 1–14.

HERING, E. M. (1951). *Biology of leaf miners.* Junk, 's-Gravenhage.

HEROLD, R. C. and BOREI, H. (1963). Cytochrome changes during honeybee flight muscle development. *Devl Biol.* 8: 67–79.

HEUVAL M. J. van den (1963). The effect of rearing temperature on the wing length, thorax length, leg length and ovariole number of the adult mosquito, *Aedes aegypti* (L.). *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 115: 197–216.

HEWITT, C. G. (1914). *The house-fly, Musca domestica Linn.* Cambridge University Press.

HEYWOOD, R. B. (1965). Changes occurring in the central nervous system of *Pieris brassicae* L. (Lepidoptera) during metamorphosis. *J. Insect Physiol.* 11: 413–430.

HIGHNAM, K. C. (1958a). Activity of the brain corpora cardiaca system during pupal diapause 'break' in *Mimas tiliae* (Lepidoptera). *Q. Jl microsc. Sci.* 99: 73–88.

HIGHNAM, K. C. (1958b). Activity of the corpora allata during pupal diapause in *Mimas tiliae* (Lepidoptera). *Q. Jl microsc. Sci.* 99: 171–180.

HIGHNAM, K. C. (1961). The histology of the neurosecretory system of the adult female desert locust, *Schistocerca gregaria. Q. Jl microsc. Sci.* 102: 27–38.

HIGHNAM, K. C. (1964). Endocrine relationships in insect reproduction. *Symp. R. ent. Soc. Lond.* 2: 26–42.

HIGHNAM, K. C., HILL, L. and GINGELL, D. J. (1965). Neurosecretion and water balance in the male desert locust (*Schistocerca gregaria*). *J. Zool.* 147: 201–215.

HIGHNAM, K. C., LÜSIS, O. and HILL, L. (1963). Factors affecting oöcyte resorption in the desert locust *Schistocerca gregaria* (Forskål). *J. Insect Physiol.* 9: 827–837.

HILDRETH, P. E. and LUCHESI, J. C. (1963). Fertilisation in *Drosophila.* I. Evidence for the regular occurrence of monospermy. *Devl Biol.* 6: 262–278.

HILL, L. (1962). Neurosecretory control of haemolymph protein concentration during ovarian development in the desert locust. *J. Insect Physiol.* 8: 609–619.

HINTON, H. E. (1946). A new classification of insect pupae. *Proc. zool. Soc. Lond.* 116: 282–328.

HINTON, H. E. (1947). On the reduction of functional spiracles in the aquatic larvae of the Holometabola, with notes on the moulting process of spiracles. *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 98: 449–473.

REFERENCES

HINTON, H. E. (1948a). Sound production in lepidopterous pupae. *Entomologist* 81: 254–269.

HINTON, H. E. (1948b). On the origin and function of the pupal stage. *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 99: 395–409.

HINTON, H. E. (1955). On the structure, function, and distribution of the prolegs of the Panorpoidea, with a criticism of the Berlese-Imms theory. *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 106: 455–545.

HINTON, H. E. (1957). The structure and function of the spiracular gill of the fly *Taphrophila vitripennis*. *Proc. R. Soc.* B, 147: 90–120.

HINTON, H. E. (1959). How the indirect flight muscles of insects grow. *Sci. Prog., Lond.* 47: 321–333.

HINTON, H. E. (1960a). Plastron respiration in the eggs of blowflies. *J. Insect Physiol.* 4: 176–183.

HINTON, H. E. (1960b). Cryptobiosis in the larva of *Polypedilum vanderplanki* Hint. (Chironomidae). *J. Insect Physiol.* 5: 286–300.

HINTON, H. E. (1961a). The structure and function of the respiratory horns of the eggs of some flies. *Phil. Trans. R. Soc.* B, 243: 45–73.

HINTON, H. E. (1961b). The structure and function of the egg-shell in the Nepidae (Hemiptera). *J. Insect Physiol.* 7: 224–257.

HINTON, H. E. (1962a). The fine structure and biology of the egg-shell of the wheat bulb fly *Leptohylemyia coarctata*. *Q. Jl microsc. Sci.* 103: 243–251.

HINTON, H. E. (1962b). Respiratory systems of insect egg-shells. *Sci. Prog., Lond.* 50: 96–113.

HINTON, H. E. (1963a). The ventral ecdysial lines of the head of endopterygote larvae. *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 115: 39–61.

HINTON, H. E. (1963b). The origin and function of the pupal stage. *Proc. R. ent. Soc. Lond.* A, 38: 77–85.

HINTON, H. E. (1964a). Sperm transfer in insects and the evolution of haemocoelic insemination. *Symp. R. ent. Soc. Lond.* 2: 95–107.

HINTON, H. E. (1964b). The respiratory efficiency of the spiracular gill of *Simulium*. *J. Insect Physiol.* 10: 73–80.

HINTON, H. E. (1966a). Respiratory adaptions of the pupae of beetles of the family Psephenidae. *Phil. Trans. R. Soc.* B, 251: 211–245.

HINTON, H. E. (1966b). The spiracular gill of the fly *Eutanyderus* (Tanyderidae). *Aust. J. Zool.* 14: 365–369.

HINTON, H. E. and COLE, S. (1965). The structure of the egg-shell of the cabbage root fly, *Erioischia brassicae*. *Ann. appl. Biol.* 56: 1–6.

HOCKING, B. (1953). The intrinsic range and speed of flight of insects. *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 104: 223–345.

HODGKIN, A. L. (1958). Ionic movements and electrical activity in giant nerve fibres. *Proc. R. Soc.* B, 148: 1–37.

HODGSON, E. S. (1958). Chemoreception in arthropods. *A. Rev. Ent.* 3: 19–36.

HODGSON, E. S. (1964). Chemoreception. *in* Rockstein, M. (Ed.), *The physiology of Insecta*. vol. 1. Academic Press, New York.

HOLDGATE, M. W. (1955). The wetting of insect cuticles by water. *J. exp. Biol.* 32: 591–617.

HOLLICK, F. S. J. (1941). The flight of the dipterous fly *Muscina stabulans* Fallén. *Phil. Trans. R. Soc.* B, 230: 357–390.

HOPKINS, C. R. (1964). The histochemistry and fine structure of the accessory nuclei in the oocyte of *Bombus terrestris*. *Q. Jl microsc. Sci.* 105: 475–480.

HOPKINS, C. R. and KING, P. E. (1964). Egg resorption in *Nasonia vitripennis* (Walker)

(Hymenoptera: Pteromalidae). *Proc. R. ent. Soc. Lond.* A, 39: 101–107.

HOPKINS, C. R. and KING, P. E. (1966). An electron-microscopical and histochemical study of the oocyte periphery in *Bombus terrestris* during vitellogenesis. *J. Cell Sci.* 1: 201–216.

HOPKINS, G. H. E. (1950). The host-associations of the lice of mammals. *Proc. zool. Soc. Lond.* 119: 387–604.

HORRIDGE, G. A. (1956). The flight of very small insects. *Nature, Lond.* 178: 1334–1335.

HORRIDGE, G. A. (1961). Pitch discrimination in locusts. *Proc. R. Soc.* B, 155: 218–231.

HORRIDGE, G. A. (1965). The Arthropoda. *in* Bullock, T. H. and Horridge, G. A. *Structure and function in the nervous systems of invertebrates.* Freeman & Co., San Francisco.

HORRIDGE, G. A. and BARNARD, P. B. T. (1965). Movement of palisade in locust retinula cells when illuminated. *Q. Jl microsc. Sci.* 106: 131–135.

HORRIDGE, G. A., SCHOLES, J. H., SHAW, S. and TUNSTALL, J. (1965). Extracellular recordings from single neurones in the optic lobe and brain of the locust. *in* Treherne, J. E. and Beament, J. W. L. (Eds.), *The physiology of the insect central nervous system.* Academic Press, London.

HOUSE, H. L. (1959). Nutrition of the parasitoid *Pseudosarcophaga affinis* (Fall.) and other insects. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 77: 394–405.

HOUSE, H. L. (1961). Insect nutrition. *A. Rev. Ent.* 6: 13–26.

HOUSE, H. L. (1963). Nutritional diseases. *in* Steinhaus, E. A. (Ed.), *Insect pathology.* vol. 1. Academic Press, New York.

HOUSE, H. L. (1965a). Digestion. *in* Rockstein, M. (Ed.), *The physiology of Insecta.* vol. 2. Academic Press, New York.

HOUSE, H. L. (1965b). Insect nutrition. *in* Rockstein, M. (Ed.), *The physiology of Insecta.* vol. 2. Academic Press, New York.

HOUSE, H. L. (1966). Effects and interactions of varied levels of temperature, amino acids, and a vitamin on the rate of larval development in the fly *Pseudosarcophaga affinis. J. Insect Physiol.* 12: 1493–1501.

HOWDEN, G. F. and KILBY, B. A. (1960). Biochemical studies on insect haemolymph—I. Variations in reducing power with age and the effect of diet. *J. Insect Physiol.* 4: 258–269.

HOWE, R. W. (1967). Temperature effects on embryonic development in insects. *A. Rev. Ent.* 12: 15–42.

HOWSE, P. E. (1962a). Certain aspects of intercommunication in *Zootermopsis angusticollis* and other termites. Ph.D. Thesis, University of London.

HOWSE, P. E. (1962b). The perception of vibration by the subgenual organ in *Zootermopsis angusticollis* Emerson and *Periplaneta americana. Experientia* 18: 457–458.

HOWSE, P. E. (1964). An investigation into the mode of action of the subgenual organ in the termite, *Zootermopsis angusticollis* Emerson, and in the cockroach, *Periplaneta americana* L. *J. Insect Physiol.* 10: 409–424.

HOYLE, G. (1954). Changes in the blood potassium concentration of the African migratory locust (*Locusta migratoria migratorioides* R. & F.) during food deprivation and the effect on neuromuscular activity. *J. exp. Biol.* 31: 260–270.

HOYLE, G. (1955a). Neuromuscular mechanisms of a locust skeletal muscle. *Proc. R. Soc.* B, 143: 343–367.

HOYLE, G. (1955b). The effects of some common cations on neuromuscular transmission in insects. *J. Physiol., Lond.* 127: 90–103.

HOYLE, G. (1956). Sodium and potassium changes occurring in the haemolymph of insects at the time of moulting and their physiological consequences. *Nature, Lond.* 178: 1236–1237.

HOYLE, G. (1960). The action of carbon dioxide gas on an insect spiracular muscle. *J. Insect Physiol.* 4: 63–79.

REFERENCES

HOYLE, G. (1961). Functional contracture in a spiracular muscle. *J. Insect Physiol.* 7: 305–314.
HOYLE, G. (1964). Exploration of neuronal mechanisms underlying behaviour in insects. *in* Reiss, R. F. (Ed.), *Neural theory and modeling*. Stanford University Press.
HOYLE, G. (1965a). Neural control of skeletal muscle. *in* Rockstein, M. (Ed.), *The physiology of Insecta*. vol. 2. Academic Press, New York.
HOYLE, G. (1965b). Neurophysiological studies on 'learning' in headless insects. *in* Treherne, J. E. and Beament, J. W. L. (Eds.), *The physiology of the insect central nervous system*. Academic Press, London.
HUBER, F. (1963). The role of the central nervous system in Orthoptera during the co-ordination and control of stridulation. *in* Busnel, R.-G. (Ed.), *Acoustic behaviour of animals*. Elsevier, Amsterdam.
HUBER, F. (1965). Neural integration (central nervous system). *in* Rockstein, M. (Ed.), *The physiology of Insecta*. vol. 2. Academic Press, New York.
HUDSON, B. N. A. (1956). The behaviour of the female mosquito in selecting water for oviposition. *J. exp. Biol.* 33: 478–492.
HUGHES, G. M. (1952). The co-ordination of insect movements. I. The walking movements of insects. *J. exp. Biol.* 29: 267–284.
HUGHES, G. M. (1958). The co-ordination of insect movements. III. Swimming in *Dytiscus, Hydrophilus,* and a dragonfly nymph. *J. exp. Biol.* 35: 567–583.
HUGHES, G. M. (1965a). Locomotion: terrestrial. *in* Rockstein, M. (Ed.), *The physiology of Insecta*. vol. 2. Academic Press, New York.
HUGHES, G. M. (1965b). Neuronal pathways in the insect central nervous system. *in* Treherne, J. E. and Beament, J. W. L. (Eds.), *The physiology of the insect central nervous system*. Academic Press, London.
HUGHES, G. M. and MILL, P. J. (1966). Patterns of ventilation in dragonfly larvae. *J. exp. Biol.* 44: 317–334.
HUGHES, R. D. (1960). Induction of diapause in *Erioischia brassicae* Bouche (Diptera, Anthomyidae). *J. exp. Biol.* 37: 218–223.
HUNTER, A. S. (1966). Effects of temperature on *Drosophila* III. Respiration of *D. willistoni* and *D. hydei* grown at different temperatures. *Comp. Biochem. Physiol.* 19: 171–177.
HUNTER-JONES, P. (1964). Egg development in the desert locust (*Schistocerca gregaria* Forsk.) in relation to the availability of water. *Proc. R. ent. Soc. Lond.* A, 39: 25–33.
HUNTER-JONES, P. (1966). Studies on the genus *Schistocerca* with special reference to development. Ph.D. Thesis, University of London.
HUSSEIN, M. (1937). The effect of temperature on locust activity. *Bull. Minist. Agric. Egypt tech. scient. Serv.* no. 184, 55 pp.
HUSSEY, P. B. (1927). Studies on the pleuropodia of *Belostoma flumineum* Say and *Ranatra fusca* Palisot de Beauvois, with a discussion of these organs in other insects. *Entomologica am.* 7: 1–81.
HUXLEY, A. F. and HUXLEY, H. E. (1964). A discussion on the physical and chemical basis of muscular contraction. *Proc. R. Soc.* B, 160: 434–542.
HUXLEY, H. E. (1965). The mechanism of muscular contraction. *Scient. Am.* 213, no. 6: 18–27.
HUXLEY, H. E. and HANSON, J. (1960). The molecular basis of contraction in cross-striated muscles. *in* Bourne, G. H. (Ed.), *The structure and function of muscle*. vol. 1. Academic Press, London.

IKEDA, K. and BOETTIGER, E. G. (1965). Studies on the flight mechanism of insects. III. The innervation and electrical activity of the basalar fibrillar flight muscle of the beetle, *Oryctes rhinoceros*. *J. Insect Physiol.* 11: 791–802.

IMMS, A. D. (1940). On the antennal musculature in insects and other arthropods. *Q. Jl microsc. Sci.* 81: 273–320.
IMMS, A. D. (1947). *Insect natural history*. Collins, London.
IMMS, A. D. (1957). *A general textbook of entomology*. 9th edition revised by Richards and Davies. Methuen, London.

JACKSON, D. J. (1952). Observations on the capacity for flight of water beetles. *Proc. R. ent. Soc. Lond.* A, 27: 57–70.
JACKSON, D. J. (1958). Egg-laying and egg-hatching in *Agabus bipustulatus* L., with notes on oviposition in other species of *Agabus* (Coleoptera: Dytiscidae). *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 110: 53–80.
JACKSON, D. J. (1960). Observations on egg-laying in *Ilybius fuliginosus* Fabricius and *I. ater* Degeer (Coleoptera: Dytiscidae), with an account of the female genitalia. *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 112: 37–52.
JACKSON, D. J. (1966). Observations on the biology of *Caraphractus cinctus* Walker (Hymenoptera: Mymaridae), a parasitoid of the eggs of Dytiscidae (Coleoptera) III. The adult life and sex ratio. *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 118: 23–49.
JACOBSON, M. (1965). *Insect sex attractants.* Wiley & Sons, New York.
JAGO, N. D. (1963). Some observations on the life cycle of *Eyprepocnemis plorans meridionalis* Uvarov, 1921, with a key for the separation of nymphs at any instar. *Proc. R. ent. Soc. Lond.* A, 38: 113–124.
JANDER, R. (1963). Insect orientation. *A. Rev. Ent.* 8: 95–114.
JEANNEL, R. (1949). Ordre des Coléoptèroïdes. *in* Grassé, P.-P. (Ed.), *Traité de Zoologie.* vol. 9. Masson et Cie., Paris.
JENKIN, P. M. (1966). Apolysis and hormones in the moulting cycles of Arthropoda. *Annls Endocr.* 27: 331–341.
JENKIN, P. M. and HINTON, H. E. (1966). Apolysis in arthropod moulting cycles. *Nature, Lond.* 211: 871–872.
JENSEN, M. (1956). Biology and physics of locust flight. III. The aerodynamics of locust flight. *Phil. Trans. R. Soc.* B, 239: 511–552.
JENSEN, M. and WEIS-FOGH, T. (1962). Biology and physics of locust flight. V. Strength and elasticity of locust cuticle. *Phil. Trans. R. Soc.* B, 245: 137–169.
JEWELL, B. R. and RÜEGG, J. C. (1966). Oscillatory contraction of insect fibrillar muscle after glycerol extraction. *Proc. R. Soc.* B, 164: 428–459.
JOHANNSEN, O. A. and BUTT, F. H. (1941). *Embryology of insects and myriapods.* McGraw-Hill, New York.
JOHANNSON, A. S. (1964). Feeding and nutrition in reproductive processes in insects. *Symp. R. ent. Soc. Lond.* 2: 43–55.
JOHNSON, B. (1957). Studies on the degeneration of the flight muscles of alate aphids—I. A comparative study of the occurrence of muscle breakdown in relation to reproduction in several species. *J. Insect Physiol.* 1: 248–256.
JOHNSON, B. (1959). Studies on the degeneration of the flight muscles of alate aphids—II. Histology and control of muscle breakdown. *J. Insect Physiol.* 3: 367–377.
JOHNSON, B. (1962). Neurosecretion and the transport of secretory material from the corpora cardiaca in aphids. *Nature, Lond.* 196: 1338–1339.
JOHNSON, B. (1963). A histological study of neurosecretion in aphids. *J. Insect Physiol.* 9: 727–739.
JOHNSON, B. (1966). Ultrastructure of probable sites of release of neurosecretory materials in an insect *Calliphora stygia* Fabr. (Diptera). *Gen. comp. Endocrin.* 6: 99–108.
JOHNSON, C. G. (1954). Aphid migration in relation to weather. *Biol. Rev.* 29: 87–118.
JOHNSON, C. G. (1965). Migration. *in* Rockstein, M. (Ed.), *The physiology of Insecta.*

vol. 2. Academic Press, New York.

JOHNSON, C. G. (1966). A functional system of adaptive dispersal by flight. *A. Rev. Ent.* 11: 233–260.

JOHNSON, C. G. and TAYLOR, L. R. (1957). Periodism and energy summation with special reference to flight rhythms in aphids. *J. exp. Biol.* 34: 209–221.

JOHNSTONE, G. W. (1964). Stridulation by larval Hydropsychidae, (Trichoptera). *Proc. R. ent. Soc. Lond.* A, 39: 146–150.

JONES, B. M. (1956a). Endocrine activity during insect embryogenesis. Function of the ventral head glands in locust embryos (*Locustana pardalina* and *Locusta migratoria*, Orthoptera). *J. exp. Biol.* 33: 174–185.

JONES, B. M. (1956b). Endocrine activity during embryogenesis. Control of events in development following the embryonic moult (*Locusta migratoria* and *Locustana pardalina*, Orthoptera) *J. exp. Biol.* 33: 685–696.

JONES, J. C. (1954a). The heart and associated tissues of *Anopheles quadrimaculatus* Say (Diptera: Culicidae). *J. Morph.* 94: 71-123.

JONES, J. C. (1954b). A study of mealworm hemocytes with phase contrast microscopy. *Ann. ent. Soc. Am.* 47: 308–315.

JONES, J. C. (1956). The hemocytes of *Sarcophaga bullata* Parker. *J. Morph.* 99: 233–257.

JONES, J. C. (1962). Current concepts concerning insect hemocytes. *Am. Zoologist* 2: 209–246.

JONES, J. C. (1964). The circulatory system of insects. *in* Rockstein, M. (Ed.), *The physiology of Insecta.* vol. 3. Academic Press, New York.

JONES, J. C. (1965). The hemocytes of *Rhodnius prolixus* Stål. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole* 129: 282–294.

JONES, J. C. and WHEELER, R. E. (1965). Studies on spermathecal filling in *Aedes aegypti* (Linnaeus). I. Description. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole* 129: 134–150.

JONES, M. D. R. (1964). Inhibition and excitation in the acoustic behaviour of *Pholidoptera. Nature, Lond.* 203: 322–323.

JONES, M. D. R. (1966). The acoustic behaviour of the bush cricket *Pholidoptera griseoaptera.* I. Alternation, synchronism and rivalry between males. *J. exp. Biol.* 45: 15–30.

JUDSON, C. L. and HOKAMA, Y. (1965). Formation of the line of dehiscence in aedine mosquito eggs. *J. Insect Physiol.* 11: 337–345.

JUDSON, C. L., HOKAMA, Y. and HAYDOCK, I. (1965). The physiology of hatching of aedine mosquito eggs: some larval responses to the hatching stimulus. *J. Insect Physiol.* 11: 1169–1177.

KALMUS, H. and HOCKING, B. (1960). Behaviour of *Aedes* mosquitoes in relation to blood-feeding and repellants. *Entomologia exp. appl.* 3: 1–26.

KALMUS, H. and RIBBANDS, C. R. (1952). The origin of the odours by which honeybees distinguish their companions. *Proc. R. Soc.* B, 140: 50–59.

KANWISHER, J. W. (1966). Tracheal gas dynamics in pupae of the cecropia silkworm. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole* 130: 96–105.

KARLSON, P. (1963). Chemistry and biochemistry of insect hormones. *Angew. Chem.* 2: 175–182.

KARLSON, P. and BUTENANDT, A. (1959). Pheromones (ectohormones) in insects. *A. Rev. Ent.* 4: 39–58.

KARLSON, P. and SEKERIS, C. E. (1966). Ecdysone, an insect steroid hormone, and its mode of action. *Recent Prog. in Hormone Res.* 22: 473–493.

KATSUKI, Y. and SUGA, N. (1960). Neural mechanism of hearing in insects. *J. exp. Biol.* 37: 279–290.

KAYE, J. S. (1962). Acrosome formation in the house cricket. *J. Cell Biol.* 12: 411–431.

KAYE, J. S. and McMASTER-KAYE, R. (1966). The fine structure and chemical composition of nuclei during spermiogenesis in the house cricket. I. Initial stages of differentiation and the loss of nonhistone protein. *J. Cell Biol.* 31: 159–179.

KEELE, C. A. and NEIL, E. (1961). *Samson Wright's applied physiology*. Oxford University Press, London.

KEILIN, D. (1916). Sur la viviparité chez les Diptères et sur les larves de Diptères vivipares. *Archs. Zool. exp. gén.* 55: 393–415.

KEILIN, D. (1944). Respiratory systems and respiratory adaptations in larvae and pupae of Diptera. *Parasitology* 36: 1–66.

KEILIN, D. and WANG, Y. L. (1946). Haemoglobin of *Gastrophilus* larvae. Purification and properties. *Biochem. J.* 40: 855–866.

KEISTER, M. L. (1948). The morphogenesis of the tracheal system of *Sciara*. *J. Morph.* 83: 373–424.

KEISTER, M. and BUCK, J. (1964). Respiration: some exogenous and endogenous effects on rate of respiration. *in* Rockstein, M. (Ed.), *The physiology of Insecta*. vol. 2. Academic Press, New York.

KENNEDY, J. S. (1939). The behaviour of the desert locust (*Schistocerca gregaria* (Forsk.)) (Orthopt.) in an outbreak centre. *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 89: 385–542.

KENNEDY, J. S. (1951). The migration of the desert locust (*Schistocerca gregaria* Forsk.). *Phil. Trans. R. Soc.* B, 235: 163–290.

KENNEDY, J. S. (1956). Phase transformation in locust biology. *Biol. Rev.* 31: 349–370.

KENNEDY, J. S. and BOOTH, C. O. (1951). Host alternation in *Aphis fabae* Scop. I. Feeding performances and fecundity in relation to the age and kind of leaves. *Ann. appl. Biol.* 38: 25–64.

KENNEDY, J. S. and BOOTH, C. O. (1963a). Free flight of aphids in the laboratory. *J. exp. Biol.* 40: 67–85.

KENNEDY, J. S. and BOOTH, C. O. (1963b). Co-ordination of successive activities in an aphid. The effect of flight on the settling responses. *J. exp. Biol.* 40: 351–369.

KENNEDY, J. S. and STROYAN, H. L. G. (1959). Biology of aphids. *A. Rev. Ent.* 4: 139–160.

KERR, W. E. (1962). Genetics of sex determination. *A. Rev. Ent.* 7: 157–176.

KESSEL, R. G. (1961). Cytological studies on the suboesophageal body cells and pericardial cells in embryos of the grasshopper, *Melanoplus differentialis differentialis* (Thomas). *J. Morph.* 109: 289–321.

KETTLEWELL, H. B. D. (1961). The phenomenon of industrial melanism in Lepidoptera. *A. Rev. Ent.* 6: 245–262.

KEVAN, D. K. McE. (1955). Méthodes inhabituelles de production de son chez les Orthoptères. *in* Busnel, R.-G. (Ed.), *Colloques sur l'acoustique des Orthoptères. Annls Épiphyt.* fasc. hors. série.

KEY, K. H. L. and DAY, M. F. (1954a). A temperature-controlled physiological colour response in the grasshopper *Kosciuscola tristis* Sjost. (Orthoptera: Acrididae). *Aust. J. Zool.* 2: 309–339.

KEY, K. H. L. and DAY, M. F. (1954b). The physiological mechanism of colour change in the grasshopper *Koscuiscola tristis* Sjost. (Orthoptera: Acrididae). *Aust. J. Zool.* 2: 340–363.

KHALIFA, A. (1949). The mechanism of insemination and the mode of action of the spermatophore in *Gryllus domesticus*. *Q. Jl microsc. Sci.* 90: 281–292.

KHALIFA, A. (1950a). Spermatophore production in *Galleria mellonella* L. (Lepidoptera). *Proc. R. ent. Soc. Lond.* A, 25: 33–42.

KHALIFA, A. (1950b). Spermatophore production in *Blatella germanica* L. (Orthoptera: Blattidae). *Proc. R. ent. Soc. Lond.* A, 25: 53–61.

REFERENCES

KHAN, T. R. and FRASER, A. (1962). Neurosecretion in the embryo and later stages of the cockroach (*Periplaneta americana* L.). *Mem. Soc. Endocr.* 12: 349–369.

KILBY, B. A. (1963). The biochemistry of insect fat body. *Adv. Ins. Physiol.* 1: 112–174.

KIM, C.-W. (1959). The differentiation centre inducing the development from larval to adult leg in *Pieris brassicae* (Lepidoptera). *J. Embryol. exp. Morph.* 7: 572–582.

KIMMINS, D. E. (1950). Ephemeroptera. *Handbk Ident. Br. Insects* 1, part 9.

KING, P. E. (1962). The structure and action of the spermatheca in *Nasonia vitripennis* (Walker) (Hymenoptera: Pteromalidae). *Proc. R. ent. Soc. Lond.* A, 37: 73–75.

KING, R. C. (1964). Studies on early stages of insect oogenesis. *Symp. R. ent. Soc. Lond.* 2: 13–25.

KING, R. C. and AGGARWAL, S. K. (1965). Oogenesis in *Hyalophora cecropia. Growth* 29: 17–83.

KLOOT, W. G. van der (1960). Neurosecretion in insects. *A. Rev. Ent.* 5: 35–52.

KOCH, E. A. and KING, R. C. (1966). The origin and early differentiation of the egg chamber of *Drosophila melanogaster*. *J. Morph.* 119: 283–303.

KRAUSE, G. and SANDER, K. (1962). Ooplasmic reaction systems in insect embryogenesis. *Adv. Morphogenesis* 2: 259–303.

KRIJGSMAN, B. J. (1952). Contractile and pacemaker mechanisms of the heart of arthropods. *Biol. Rev.* 27: 320–346.

KROEGER, H. and LEZZI, M. (1966). Regulation of gene action in insect development. *A. Rev. Ent.* 11: 1–22.

KROGH, A. and WEIS-FOGH, T. (1951). The respiratory exchange of the desert locust (*Schistocerca gregaria*), before, during and after flight. *J. exp. Biol.* 28: 342–357.

KUIPER, J. W. (1962). The optics of the compound eye. *Symp. Soc. exp. Biol.* 16: 58–71.

KUK-MEIRI, S., LICHTENSTEIN, N., SHULOV, A. and PENER, M. P. (1966). Cathepsin-type proteolytic activity in the developing eggs of the African migratory locust (*Locusta migratoria migratorioides* R. and F.). *Comp. Biochem. Physiol.* 18: 783–795.

LAI-FOOK, J. (1967). The structure of developing muscle insertions in insects. *J. Morph.* 123: 503–528.

LAMBORN, W. A. (1911). Instances of mimicry, protective resemblance, etc. from the Lagos district. *Proc. ent. Soc. Lond.* 1911: 46–47.

LANDOLT, A. M. and RIS, H. (1966). Electron microscope studies on soma-somatic interneuronal junctions in the corpus pedunculatum of the wood ant (*Formica lugubris* Zett.). *J. cell Biol.* 28: 391–403.

LANE, C. and ROTHSCHILD, M. (1965). A case of Müllerian mimicry of sound. *Proc. R. ent. Soc. Lond.* A, 40: 156–158.

LARSEN, J. R. (1962). The fine structure of the labellar chemosensory hairs of the blowfly, *Phormia regina* Meig. *J. Insect Physiol.* 8: 683–691.

LARSEN, J. R. (1963). Fine structure of the interpseudo-tracheal papillae of the blowfly. *Science, N.Y.* 139: 347.

LAWRENCE, P. A. (1966a). Development and determination of hairs and bristles in the milkweed bug, *Oncopeltus fasciatus* (Lygaeidae) (Hemiptera). *J. Cell Sci.* 1: 475–498.

LAWRENCE, P. A. (1966b). The hormonal control of the development of hairs and bristles in the milkweed bug, *Oncopeltus fasciatus* Dall. *J. exp. Biol.* 44: 507–522.

LEE, R. M. (1961). The variation of blood volume with age in the desert locust (*Schistocerca gregaria* Forsk.). *J. Insect Physiol.* 6: 36–51.

LEES, A. D. (1955). *The physiology of diapause in arthropods.* Cambridge University Press.

LEES, A. D. (1961). Clonal polymorphism in aphids. *Symp. R. ent. Soc. Lond.* 1: 68–79.

LEES, A. D. (1964). The location of the photoperiodic receptors in the aphid *Megoura viciae* Buckton. *J. exp. Biol.* 41: 119–134.

LEES, A. D. (1966). The control of polymorphism in aphids. *Adv. Ins. Physiol.* 3: 207–277.
LEES, A. D. (1967). The production of the apterons and alate forms in the aphid *Megoura viciae* Buckton, with special reference to the role of crowding. *J. Insect Physiol.* 13: 289–318.
LESTON, D. (1957). The stridulatory mechanisms in terrestrial species of Hemiptera Heteroptera. *Proc. zool. Soc. Lond.* 128: 369–386.
LESTON, D. and PRINGLE, J. W. S. (1963). Acoustic behaviour of Hemiptera. *in* Busnel, R.-G. (Ed.), *Acoustic behaviour of animals.* Elsevier, Amsterdam.
LEVENBOOK, L. (1950a). The physiology of carbon dioxide transport in insect blood. Part I. The form of carbon dioxide present in *Gastrophilus* larva blood. *J. exp. Biol.* 27: 158–174.
LEVENBOOK, L. (1950b). The physiology of carbon dioxide transport in insect blood. Part III. The buffer capacity of *Gastrophilus* blood. *J. exp. Biol.* 27: 184–191.
LEVENBOOK, L. and HOLLIS, V. W. (1961). Organic acid in insects. I. Citric acid. *J. Insect Physiol.* 6: 52–61.
LEVINSON, Z. H. (1962). The function of dietary sterols in phytophagous insects. *J. Insect Physiol.* 8: 191–198.
LEWIS, T. (1962). The effects of temperature and relative humidity on mortality in *Limothrips cerealium* Haliday (Thysanoptera) overwintering in bark. *Ann. appl. Biol.* 50: 313–326.
LEWIS, T. and TAYLOR, L. R. (1965). Diurnal periodicity of flight by insects. *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 116: 393–479.
LIN, N. (1963). Territorial behaviour in the cicada killer wasp, *Sphecius speciosus* (Drury) (Hymenoptera: Sphecidae). I. *Behaviour* 20: 115–133.
LINDAUER, M. (1961). *Communication among social bees.* Harvard University Press, Cambridge, Mass.
LINLEY, J. R. (1966). The ovarian cycle of *Culicoides barbosai* Wirth & Blanton and *C. furens* (Poey) (Diptera, Ceratopogonidae). *Bull. ent. Res.* 57: 1–17.
LIPKE, H. and FRAENKEL, G. (1956). Insect nutrition. *A. Rev. Ent.* 1: 17–44.
LIU, Y. S. and LEO, P. L. (1960). Histological studies on the sense organs and the appendages of the Oriental migratory locust, *Locusta migratoria manilensis* Meyen. (In Chinese with English summary). *Acta ent. sin.* 10: 243–260.
LOCKE, M. (1959). The cuticular pattern in an insect, *Rhodnius prolixus* Stål. *J. exp. Biol.* 36: 459–477.
LOCKE, M. (1960). The cuticle and wax secretion in *Calpodes ethlius* (Lepidoptera, Hesperidae). *Q. Jl microsc. Sci.* 101: 333–338.
LOCKE, M. (1961). Pore canals and related structures in insect cuticle. *J. biophys. biochem. Cytol.* 10: 589–618.
LOCKE, M. (1964). The structure and formation of the integument in insects. *in* Rockstein, M. (Ed.), *The physiology of Insecta.* vol. 3. Academic Press, New York.
LOCKE, M. (1965a). Permeability of insect cuticle to water and lipids. *Science, N.Y.* 147: 295–298.
LOCKE, M. (1965b). The hormonal control of wax secretion in an insect, *Calpodes ethlius* Stoll (Lepidoptera, Hesperiidae). *J. Insect Physiol.* 11: 641–658.
LOHER, W. (1960). The chemical acceleration of the maturation process and its hormonal control in the male of the desert locust. *Proc. R. Soc.* B, 153: 380–397.
LOHER, W. and HUBER, F. (1966). Nervous and endocrine control of sexual behaviour in a grasshopper (*Gomphocerus rufus* L., Acridinae). *Symp. Soc. exp. Biol.* 20: 381–400.
LONG, D. B. (1953). Effects of population density on larvae of Lepidoptera. *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 104: 543–584.
LONGFIELD, C. (1949). *The dragonflies of the British Isles.* Warne & Co., London.
LOUGHTON, B. G. and WEST, A. S. (1965). The development and distribution of haemo-

lymph proteins in Lepidoptera. *J. Insect Physiol.* 11: 919–932.
LÜSCHER, M. (1960). Hormonal control of caste differentiation in termites. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 89: 549–563.
LÜSCHER, M. (1961). Social control of polymorphism in termites. *Symp. R. ent. Soc. Lond.* 1: 57–67.
LŪSIS, O. (1963). The histology and histochemistry of development and resorption in the terminal oocytes of the desert locust, *Schistocerca gregaria*. *Q. Jl microsc. Sci.* 104: 57–68.

MACAN, T. T. (1961). A key to the nymphs of the British species of Ephemeroptera. *Freshwater Biol. Assoc. Sci. Publ.* no. 20, 63 pp.
MADDRELL, S. H. P. (1962). A diuretic hormone in *Rhodnius prolixus* Stål. *Nature, Lond.* 194: 605–606.
MADDRELL, S. H. P. (1964). Excretion in the blood-sucking bug, *Rhodnius prolixus* Stål. II. The normal course of diuresis and the effect of temperature. *J. exp. Biol.* 41: 163–176.
MADDRELL, S. H. P. (1966a). Nervous control of the mechanical properties of the abdominal wall at feeding in *Rhodnius*. *J. exp. Biol.* 44: 59–68.
MADDRELL, S. H. P. (1966b). The site of release of the diuretic hormone in *Rhodnius*—a new neuro-haemal system in insects. *J. exp. Biol.* 45: 499–508.
MAHOWALD, A. P. (1962). Fine structure of pole cells and polar granules in *Drosophila melanogaster*. *J. exp. Zool.* 151: 201–215.
MAHOWALD, A. P. (1963a). Ultrastructural differentiations during formation of the blastoderm in the *Drosophila melanogaster* embryo. *Devl Biol.* 8: 186–204.
MAHOWALD, A. P. (1963b). Electron microscopy of the formation of the cellular blastoderm in *Drosophila melanogaster*. *Expl Cell Res.* 32: 457–468.
MAKIELSKI, S. K. (1966). The structure and maturation of the spermatozoa of *Sciara coprophila*. *J. Morph.* 118: 11–41.
MAKINGS, P. (1958). The oviposition behaviour of *Achroia grisella* (Fabricius) (Lepidoptera: Galeriidae). *Proc. R. ent. Soc. Lond.* A, 33: 136–148.
MANNING, A. (1959). The sexual isolation between *Drosophila melanogaster* and *Drosophila simulans*. *Anim. Behav.* 7: 60–65.
MANNING, A. (1966). Sexual behaviour. *Symp. R. ent. Soc. Lond.* 3: 59–68.
MANSINGH, A. and SMALLMAN, B. N. (1967). The cholinergic system in insect diapause. *J. Insect Physiol.* 13: 447–467.
MANTON, S. M. (1953). Locomotory habits and the evolution of the larger arthropodan groups. *Symp. Soc. exp. Biol.* 7: 339–376.
MANTON, S. M. (1964). Mandibular mechanisms and the evolution of arthropods. *Phil. Trans. R. Soc.* B, 247: 1–183.
MARCUS, H. (1956). Über Sinnesorgane bei Articulaten. *Z. Wiss. Zool.* 159: 225–254.
MARKL, H. (1962). Borstenfelder an den Gelenken als Schwaresinnesorgane bei Ameisen und anderen Hymenopteren. *Z. vergl. Physiol.* 45: 475–569.
MARSHALL, A. T. (1964a). Spittle-production and tube-building by cercopoid nymphs (Homoptera). 1. The cytology of the Malpighian tubules of spittle-bug nymphs. *Q. Jl microsc. Sci.* 105: 257–262.
MARSHALL, A. T. (1964b). Spittle-production and tube-building by cercopoid nymphs (Homoptera). 2. The cytology and function of the granule zone of the Malpighian tubules of tube-building nymphs. *Q. Jl microsc. Sci.* 105: 415–422.
MARSHALL, A. T. (1965). Spittle-production and tube-building by cercopoid nymphs (Homoptera). 3. The cytology and function of the fibril zone of the Malpighian tubules of tube-dwelling nymphs. *Q. Jl microsc. Sci.* 106: 37–44.
MARSHALL, J. F. (1938). *The British mosquitoes*. Brit. Mus., London.
MARUYAMA, K. (1965). The biochemistry of the contractile elements of insect muscle.

in Rockstein, M. (Ed.), *The physiology of Insecta.* vol. 2. Academic Press, New York.
MASON, C. W. (1923). Structural colours in feathers. II. *J. phys. Chem., Ithaca* 27: 401–447.
MASON, C. W. (1926). Structural colours in insects. I. *J. phys. Chem., Ithaca* 30: 383–395.
MASON, C. W. (1927a). Structural colours in insects. II. *J. phys. Chem., Ithaca* 31: 321–354.
MASON, C. W. (1927b). Structural colours in insects. III. *J. phys. Chem., Ithaca* 31: 1856–1872.
MATSUDA, R. (1963). Some evolutionary aspects of the insect thorax. *A. Rev. Ent.* 8: 59–76.
MATSUDA, R. (1965). Morphology and evolution of the insect head. *Mem. Am. ent. Inst.* no. 4, 334 pp.
MATTHÉE, J. J. (1951). The structure and physiology of the egg of *Locustana pardalina* (Walk). *Bull. Dep. Agric. For. Un. S. Afr.* no. 316, 83 pp.
MAYNARD SMITH, J. (1957). Temperature tolerance and acclimatization in *Drosophila subobscura. J. exp. Biol.* 34: 85–96.
McCANN, G. D. and MacGINITIE, G. F. (1965). Optomotor response studies of insect vision. *Proc. R. Soc.* B, 163: 369–401.
McCORMICK, F. W. and SCOTT, A. (1966a). Changes in haemolymph proteins in first instar locusts. *Archs. int. Physiol. Biochim.* 124: 442–448.
McCORMICK, F. W. and SCOTT, A. (1966b). A protein fraction in locust hemolymph associated with the moulting cycle. *Experientia* 22: 228–229.
McELROY, W. D. (1965). Insect bioluminescence. *in* Rockstein, M. (Ed.), *The physiology of Insecta.* vol. 1. Academic Press, New York.
McFARLANE, J. E. (1966). The permeability of the cricket eggshell to water. *J. Insect Physiol.* 12: 1567–1575.
MEAD-BRIGGS, A. R. (1964). A correlation between development of the ovaries and of the midgut epithelium in the rabbit flea *Spilopsyllus cuniculi. Nature, Lond.* 201: 1303–1304.
MELLANBY, K. (1932). The effect of atmospheric humidity on the metabolism of the fasting mealworm (*Tenebrio molitor* L., Coleoptera). *Proc. R. Soc.* B, 111: 376–390.
MELLANBY, K. (1939). The functions of insect blood. *Biol. Rev.* 14: 243–260.
MERCER, E. H. and BRUNET, P. C. J. (1959). The electron microscopy of the left colleterial gland of the cockroach. *J. biophys. biochem. Cytol.* 5: 257–262.
MERCER, E. H. and DAY, M. F. (1952). The fine structure of the peritrophic membranes of certain insects. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole* 103: 384–394.
MIALL, L. C. (1922). *The natural history of aquatic insects.* MacMillan, London.
MICHENER, C. D. (1961). Social polymorphism in Hymenoptera. *Symp. R. ent. Soc. Lond.* 1: 43–56.
MILES, P. W. (1959). The salivary secretions of a plant-sucking bug, *Oncopeltus fasciatus* (Dall.) (Heteroptera: Lygaeidae). I. The types of secretion and their roles during feeding. *J. Insect Physiol.* 3: 243–255.
MILES, P. W. (1960). The salivary secretions of a plant-sucking bug, *Oncopeltus fasciatus* (Dall.) (Heteroptera: Lygaeidae). III. Origins in the salivary glands. *J. Insect Physiol.* 4: 271–282.
MILES, P. W. (1964). Studies on the salivary physiology of plant bugs: the chemistry of formation of the sheath material. *J. Insect Physiol.* 10: 147–160.
MILLER, P. L. (1960a). Respiration in the desert locust. I. The control of ventilation. *J. exp. Biol.* 37: 224–236.
MILLER, P. L. (1960b). Respiration in the desert locust. II. The control of the spiracles. *J. exp. Biol.* 37: 237–263.
MILLER, P. L. (1960c). Respiration in the desert locust. III. Ventilation and the spiracles during flight. *J. exp. Biol.* 37: 264–278.
MILLER, P. L. (1964). Respiration—aerial gas transport. *in* Rockstein, M. (Ed.), *The*

physiology of Insecta. vol. 3. Academic Press, New York.
MILLER, P. L. (1966a). The regulation of breathing in insects. *Adv. Ins. Physiol.* 3: 279–344.
MILLER, P. L. (1966b). The function of haemoglobin in relation to the maintenance of neutral buoyancy in *Anisops pellucens* (Notonectidae, Hemiptera). *J. exp. Biol.* 44: 529–544.
MILLS, R. P. and KING, R. C. (1965). The pericardial cells of *Drosophila melanogaster*. *Q. Jl microsc. Sci.* 106: 261–268.
MILLS, R. R. and NIELSEN, D. J. (1967). Hormonal control of tanning in the American cockroach—V. Some properties of the purified hormone. *J. Insect Physiol.* 13: 273–280.
MITTELSTAEDT, H. (1962). Control systems of orientation in insects. *A. Rev. Ent.* 7: 177–198.
MUCKENTHALER, F. A. (1964). Autoradiographic study of nucleic acid synthesis during spermatogenesis in the grasshopper, *Melanoplus differentialis. Expl Cell Res.* 35: 531–547.
MUELLER, N. S. (1963). An experimental analysis of molting in embryos of *Melanoplus differentialis. Devl Biol.* 8: 222–240.
MUIR, F. and SHARP, D. (1904). On the egg-cases and early stages of some Cassididae. *Trans. ent. Soc. Lond.* 1904, 1–23.
MÜLLER, H. J. (1955). Die Saisonformenbildung von *Arachnia levana*, ein photoperiodisch gesteuerter Diapause-Effekt. *Naturwissenschaften* 42: 134–135.
MURRAY, R. W. (1962). Temperature receptors in animals. *Symp. Soc. exp. Biol.* 16: 245–266.
MUSGRAVE, A. J. (1964). Insect mycetomes. *Can. Ent.* 96: 377–389.

NACHTIGALL, W. (1965). Locomotion: swimming (hydrodynamics) of aquatic insects. *in* Rockstein, M. (Ed.), *The physiology of Insecta.* vol. 2. Academic Press, New York.
NAIR, K. S. S. and GEORGE, J. C. (1964). A histological and histochemical study of the larval fat body of *Anthrenus vorax* Waterhouse (Dermestidae, Coleoptera). *J. Insect Physiol.* 10: 509–517.
NARAHASHI, T. (1963). The properties of insect axons. *Adv. Ins. Physiol.* 1: 175–256.
NARAHASHI, T. (1965). The physiology of insect axons. *in* Treherne, J. E. and Beament, J. W. L. (Eds.), *The physiology of the insect central nervous system.* Academic Press, London.
NEKRUTENKO, Y. P. (1965). 'Gynandromorphic effect' and the optical nature of hidden wing-pattern in *Gonepteryx rhamni* L. (Lepidoptera, Pieridae). *Nature, Lond.* 205: 417–418.
NEVILLE, A. C. (1963). Growth and deposition of resilin and chitin in locust rubber-like cuticle. *J. Insect Physiol.* 9: 265–278.
NEVILLE, A. C. (1965a). Chitin lamellogenesis in locust cuticle. *Q. Jl microsc. Sci.* 106: 269–286.
NEVILLE, A. C. (1965b). Circadian organisation of chitin in some insect skeletons. *Q. Jl microsc. Sci.* 106: 315–325.
NEVILLE, A. C. (1965c). Energy and economy in insect flight. *Sci. Prog., Lond.* 53: 203–220.
NEVILLE, A. C. and WEIS-FOGH, T. (1963). The effect of temperature on locust flight muscle. *J. exp. Biol.* 40: 111–121.
NICKERSON, B. (1956). Pigmentation of hoppers of the desert locust (*Schistocerca gregaria* Forskål) in relation to phase colouration. *Anti-Locust Bull.* no. 24, 34 pp.
NIELSEN, E. T. (1958). The initial stage of migration in saltmarsh mosquitoes. *Bull. ent. Res.* 49: 305–313.
NIELSEN, E. T. (1959). Copulation of *Glyptotendipes* (*Phytotendipes*) *paripes* Edwards. *Nature, Lond.* 184: 1252–1253.

NIELSEN, E. T. (1961). On the habits of the migratory butterfly *Ascia monuste* L. *Biol. Meddr.* 23: 1–81.
NIELSEN, E. T. and NIELSEN, H. T. (1958). Observations on mosquitoes in Iraq. *Ent. Meddr.* 28: 282–321.
NOBLE-NESBITT, J. (1963a). A site of water and ionic exchange with the medium in *Podera aquatica* L. (Collembola, Isotomidae). *J. exp. Biol.* 40: 701–711.
NOBLE-NESBITT, J. (1963b). The fully formed intermoult cuticle and associated structures of *Podura aquatica* (Collembola). *Q. Jl microsc. Sci.* 104: 253–270.
NOBLE-NESBITT, J. (1963c). The cuticle and associated structures of *Podura aquatica* at the moult. *Q. Jl microsc. Sci.* 104: 369–392.
NORRIS, M. J. (1933). Contributions towards the study of insect fertility: III. Experiments on the factors influencing fertility of *Ephestia kühniella* Z. (Lepidoptera, Phycitidae). *Proc. zool. Soc. Lond.* 1933, 903–934.
NORRIS, M. J. (1962). Group effects on the activity and behaviour of adult males of the desert locust (*Schistocerca gregaria* Forsk.) in relation to sexual maturation. *Anim. Behav.* 10: 275–291.
NORRIS, M. J. (1963). Laboratory experiments on gregarious behaviour in ovipositing females of the desert locust (*Schistocerca gregaria* (Forsk.)). *Entomologia exp. appl.* 6: 279–303.
NORRIS, M. J. (1964). Environmental control of sexual maturation in insects. *Symp. R. ent. Soc. Lond.* 2: 56–65.
NORRIS, M. J. (1965). The influence of constant and changing photoperiods on imaginal diapause in the red locust (*Nomadacris septemfasciata* Serv.). *J. Insect Physiol.* 11: 1105–1119.
NOVÁK, V. J. A. (1966). *Insect hormones.* Methuen and Co., London.
NUR, U. (1962). Sperms, sperm bundles and fertilisation in a mealy bug, *Prendococcus obscurus* Essig. (Homoptera: Coccoidea). *J. Morph.* 111: 173–199.
NUTTING, W. L. (1951). A comparative anatomical study of the heart and accessory structures of the orthopteroid insects. *J. Morph.* 89: 501–597.

ODHIAMBO, T. R. (1966). The metabolic effects of the corpus allatum hormone in the male desert locust. II. Spontaneous locomotor activity. *J. exp. Biol.* 45: 51–63.
OLDROYD, H. (1949). Diptera. 1. Introduction and key to families. *Handbk. Ident. Br. Insects* 9, part 1.
OLDROYD, H. (1964). *The natural history of flies.* Weidenfeld and Nicolson, London.
OSBORNE, M. P. (1963). An electron microscope study of an abdominal stretch receptor of the cockroach. *J. Insect Physiol.* 9: 237–245.
OSBORNE, M. P. and FINLAYSON, L. H. (1965). An electron microscope study of the stretch receptor of *Antheraea pernyi* (Lepidoptera, Saturniidae). *J. Insect Physiol.* 11: 703–710.
OSSIANNILSSON, F. (1949). Insect drummers. *Opusc. ent.* suppl. 10: 1–146.
OZBAS, S. and HODGSON, E. S. (1958). Action of insect neurosecretion upon central nervous system in vitro and upon behaviour. *Proc. natn. Acad. Sci. U.S.A.* 44: 825–830.

PAINTER, T. S. (1966). The role of the E-chromosomes in Cecidomyiidae. *Proc. natn. Acad. Sci. U.S.A.* 56: 853–855.
PASQUINELLY, F. and BUSNEL, M.-C. (1955). Études preliminaires sur les mécanismes de la production des sons par les Orthoptères. *in* Busnel, R.-G. (Ed.), *Colloques sur l'acoustique des Orthoptères. Annls. Épiphyt.* fasc. hors série.
PASSAMA-VUILLAUME, M. (1965). Étude de l'irridiation lumineuse, facteur essentiel

du brunissement de *Mantis religiosa* (L.). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris* 261: 3683–3685.
PASSONNEAU, J. V. and WILLIAMS, C. M. (1953). The moulting fluid of the cecropia silkworm. *Q. Jl microsc. Sci.* 30: 545–560.
PAYNE, D. W. and EVANS, W. A. L. (1964). Transglycosylation in the desert locust, *Schistocerca gregaria* Forsk. *J. Insect Physiol.* 10: 675–688.
PAYNE, F. (1966). Some observations on spermatogenesis in *Gelastocoris oculatus* (Hemiptera) with the aid of the electron microscope. *J. Morph.* 119: 357–381.
PAYNE, M. A. (1933). The structure of the testis and movement of sperms in *Chortophaga viridifasciata* as demonstrated by intravitam technique. *J. Morph.* 54: 321–345.
PAYNE, M. A. (1934). Intravitam studies on the hemipteran, *Leptocoris trivittatus*. A description of the male reproductive organs and the aggregation and turning of the sperms. *J. Morph.* 56: 513–531.
PERDECK, A. C. (1958). The isolating value of specific song patterns in two sibling species of grasshoppers (*Chorthippus brunneus* Thunb. and *C. biguttulus* L.). *Behaviour* 12: 1–75.
PESSON, P. (1951a). Ordre des Homoptères. *in* Grassé, P.-P. (Ed.), *Traité de Zoologie*. vol. 10. Masson et Cie., Paris.
PESSON, P. (1951b). Ordre des Thysanoptera. *in* Grassé, P.-P. (Ed.), *Traité de Zoologie*. vol. 10. Masson et Cie., Paris.
PETERSON, A. (1960). *Larvae of insects. Part II. Coleoptera, Diptera, Neuroptera, Siphonaptera, Mecoptera, Trichoptera*. Columbus, Ohio.
PETERSON, A. (1962). *Larvae of insects. Part I. Lepidoptera and plant infesting Hymenoptera*. Columbus, Ohio.
PFADT, R. E. (1949). Food plants as factors in the ecology of the lesser migratory grasshopper, *Melanoplus mexicanus* (Sauss.). *Bull. Wyoming agric. Exp. Stn.* no. 290, 51 pp.
PHILLIPS, D. M. (1966). Observations on spermiogenesis in the fungus gnat *Sciara coprophila*. *J. Cell Biol.* 30: 477–497.
PHILLIPS, J. E. (1964a). Rectal absorption in the desert locust, *Schistocerca gregaria* Forskål. I. Water. *J. exp. Biol.* 41:15–38.
PHILLIPS, J. E. (1964b). Rectal absorption in the desert locust, *Schistocerca gregaria* Forskål. II. Sodium, potassium and chloride. *J. exp. Biol.* 41: 15–38.
PHIPPS, J. (1962). The ovaries of some Sierra Leone Acridoidea (Orthoptera) with some comparisons between East and West African forms. *Proc. R. ent. Soc. Lond.* A, 37: 13–21.
PIEK, T. (1964). Synthesis of wax in the honeybee (*Apis mellifera* L.). *J. Insect Physiol.* 10: 563–572.
PIELOU, D. P. and GUNN, D. L. (1940). The humidity behaviour of the mealworm beetle, *Tenebrio molitor* L. 1. The reaction to differences of humidity. *J. exp. Biol.* 17: 286–294.
PIERCE, G. W. (1948). *The songs of insects*. Harvard Yniversity Press.
POPHAM, E. J. (1952). A preliminary investigation into the locomotion of aquatic Hemiptera and Coleoptera. *Proc. R. ent. Soc. Lond.* A, 27: 117–119.
POPHAM, E. J. (1962). A repetition of Ege's experiments and a note on the efficiency of the physical gill of *Notonecta* (Hemiptera—Heteroptera). *Proc. R. ent. Soc. Lond.* A, 37: 154–160.
POPHAM, E. J. (1965). The functional morphology of the reproductive organs of the common earwig (*Forficula auricularia*) and other Dermaptera with reference to the natural classification of the order. *J. Zool.* 146: 1–43.
POPOV, G. B. (1958). Ecological studies on oviposition by swarms of the desert locust (*Schistocerca gregaria* Forskål) in Eastern Africa. *Anti-Locust Bull.* no. 31, 70 pp.
POVLOVSKY, E. N. (1922). On the biology and structure of the larva of *Hydrophilus caraboides* L. *Q. Jl microsc. Sci.* 66: 627–655.
PRINGLE, J. A. (1938). A contribution to the knowledge of *Micromalthus debilis* Le C.

(Coleoptera). *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 87: 271–286.

PRINGLE, J. W. S. (1938a). Proprioception in insects. I. A new type of mechanical receptor from the palps of the cockroach. *J. exp. Biol.* 15: 101–113.

PRINGLE, J. W. S. (1938b). Proprioception in insects. II. The action of the campaniform sensilla on the legs. *J. exp. Biol.* 15: 114–131.

PRINGLE, J. W. S. (1938c). Proprioception in insects. III. The function of the hair sensilla at the joints. *J. exp. Biol.* 15: 467–473.

PRINGLE, J. W. S. (1940). The reflex mechanism of the insect leg. *J. exp. Biol.* 17: 8–17.

PRINGLE, J. W. S. (1948). The gyroscopic mechanism of the halteres of Diptera. *Phil. Trans. R. Soc.* B, 233: 347–384.

PRINGLE, J. W. S. (1954). A physiological analysis of cicada song. *J. exp. Biol.* 31: 525–560.

PRINGLE, J. W. S. (1957). *Insect flight*. Cambridge University Press.

PRINGLE, J. W. S. (1965). Locomotion: flight. *in* Rockstein, M. (Ed.), *The physiology of Insecta*. vol. 2. Academic Press, New York.

PROSSER, C. L. and BROWN, F. A. (1961). *Comparative animal physiology*. Saunders Company, Philadelphia.

PUMPHREY, R. J. (1950). Hearing. *Symp. Soc. exp. Biol.* 4: 3–18.

RAGGE, D. R. (1955). *The wing-venation of the Orthoptera Saltatoria*. British Museum, London.

RAGGE, D. R. (1965). *Grasshoppers, crickets and cockroaches of the British Isles*. Warne & Co., London.

RAINEY, R. C. (1958). Some observations on flying locusts and atmospheric turbulence in eastern Africa. *Q. Jl R. met. Soc.* 84: 334–354.

RAINEY, R. C. (1963). Meteorology and the migration of desert locusts. Applications of synoptic meteorology in locust control. *Anti-Locust Mem.* no. 7, 115 pp.

RAMSAY, J. A. (1955). The excretory system of the stick insect, *Dixippus morosus* (Orthoptera, Phasmidae). *J. exp. Biol.* 32: 183–199.

RAMSAY, J. A. (1958). Excretion by the malpighian tubules of the stick insect, *Dixippus morosus* (Orthoptera, Phasmidae): amino acids, sugars and urea. *J. exp. Biol.* 35: 871–891.

RAMSAY, J. A. (1964). The rectal complex of the mealworm *Tenebrio molitor*, L. (Coleoptera, Tenebrionidae). *Phil. Trans. R. Soc.* B, 248: 279–314.

RAVEN, C. P. (1961). *Oogenesis*. Pergamon Press, London.

RAZET, P. (1956). Sur l'élimination simultanée d'acide urique et d'acide allantoïques chez les insectes. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris* 243: 185–187.

RIBBANDS, C. R. (1953). *The behaviour and social life of honeybees*. Bee research association, London.

RIBBANDS, C. R. (1955). The scent perception of the honeybee. *Proc. R. Soc.* B, 143: 367–379.

RIBBANDS, C. R. and SPEIRS, N. (1953). The adaptability of the homecoming honeybee. *Br. J. Anim. Behav.* 1: 59–66.

RICHARDS, A. G. (1951). *The integument of arthropods*. University of Minnesota Press, Minneapolis.

RICHARDS, A. G. (1957). Cumulative effects of optimum and suboptimum temperatures on insect development. *in* Johnson, F. H. (Ed.), *Influence of temperature on biological systems*. Amer. Physiol. Soc.

RICHARDS, A. G. (1958). The cuticle of arthropods. *Ergebn. Biol.* 20: 1–26.

RICHARDS, A. G. (1963). The ventral diaphragm of insects. *J. Morph.* 113: 17–47.

RICHARDS, A. G. and BROOKS, M. A. (1958). Internal symbiosis in insects. *A. Rev. Ent.* 3: 37–56.

REFERENCES

RICHARDS, O. W. (1927). Sexual selection and allied problems in the insects. *Biol. Rev.* 2: 298–364.

RICHARDS, O. W. (1949). The relation between measurements of the successive instars of insects. *Proc. R. ent. Soc. Lond.* A, 24: 8–10.

RICHARDS, O. W. (1953). *The social insects*. Macdonald & Co., London.

RICHARDS, O. W. (1956). Hymenoptera. Introduction and key to families. *Handbk Ident. Br. Insects* 6, part 1.

RICHARDS, O. W. and WALOFF, N. (1954). Studies on the biology and population dynamics of British grasshoppers. *Anti-Locust Bull.* no. 17, 182 pp.

RING, R. A. (1967). Maternal induction of diapause in the larva of *Lucilia caesar* L. (Diptera: Callophoridae). *J. exp. Biol.* 46: 123–136.

RIZKI, M. T. M. (1953). The larval blood cells of *Drosophila willistoni*. *J. exp. Zool.* 123: 397–411.

ROBERTS, S. K. de F. (1966). Circadian activity rhythms in cockroaches. III. The role of endocrine and neural factors. *J. cell. Physiol.* 67: 473–486.

ROBISON, W. G. (1966). Microtubules in relation to the motility of a sperm syncytium in an armoured scale insect. *J. Cell Biol.* 29: 251–265.

ROCKSTEIN, M. and BHATNAGAR, P. L. (1965). Age changes in size and number of the giant mitochondria in the flight muscle of the common housefly (*Musca domestica* L.). *J. Insect Physiol.* 11: 481–491.

ROEDER, K. D. (1953). Electric activity in nerves and ganglia. *in* Roeder, K. D. (Ed.), *Insect physiology*. Wiley & Sons, New York.

ROEDER, K. D. (1963). *Nerve cells and insect behaviour*. Harvard University Press, Cambridge, Mass.

ROEDER, K. D. (1965). Moths and ultrasound. *Scient. Am.* 212, no. 4: 94–102.

ROEDER, K. D. and PAYNE, R. S. (1966). Acoustic orientation of a moth in flight by means of two sense cells. *Symp. Soc. exp. Biol.* 20: 251–272.

ROEDER, K. D. and TREAT, A. E. (1957). Ultrasonic reception by the tympanic organ of noctuid moths. *J. exp. Zool.* 134: 127–157.

ROEDER, K. D. and TREAT, A. E. (1961). The detection and evasion of bats by moths. *Am. Scient.* 49: 135–148.

ROFFEY, J. (1963). Observations on night flight in the desert locust (*Schistocerca gregaria* Forskål). *Anti-Locust Bull.* no. 39, 32 pp.

ROGERS, G. L. (1962). A diffraction theory of insect vision. II. Theory and experiments with a simple model eye. *Proc. R. Soc.* B, 157: 83–98.

ROONWAL, M. L. (1937). Studies on the embryology of the African migratory locust, *Locusta migratoria migratorioides* Reiche and Frm. (Orthoptera, Acrididae) II—Organogeny. *Phil. Trans. R. Soc.* B, 227: 175–244.

ROONWAL, M. L. (1954). The egg-wall of the African migratory locust, *Locusta migratoria migratorioides* Reiche and Frm. (Orthoptera, Acrididae). *Proc. natn. Inst. Sci. India* 20: 361–370.

ROSCOW, J. M. (1963). The structure, development and variation of the stridulatory file of *Stenobothrus lineatus* (Panzer) (Orthoptera: Acrididae). *Proc. R. ent. Soc. Lond.* A, 38: 194–199.

ROTH, L. M. (1948). A study of mosquito behaviour. *Am. Midl. Nat.* 40: 265–352.

ROTH, L. M. (1964). Control of reproduction in female cockroaches with special reference to *Nauphoeta cinerea*—I. First pre-oviposition period. *J. Insect Physiol.* 10: 915–945.

ROTH, L. M. (1968). Öothecae of the Blattaria. *Ann. ent. Soc. Amer.* 61: 83–111.

ROTH, L. M. and BARTH, R. H. (1964). The control of sexual receptivity in female cockroaches. *J. Insect Physiol.* 10: 965–975.

ROTH, L. M. and DATEO, G. P. (1965). Uric acid storage and excretion by accessory sex

glands of male cockroaches. *J. Insect Physiol.* 11: 1023–1029.
ROTH, L. M. and STAY, B. (1961). Oocyte development in *Diploptera punctata*. (Eschscholtz) (Blattaria). *J. Insect Physiol.* 7: 186–202.
ROTH, L. M. and WILLIS, E. R. (1956). Parthenogenesis in cockroaches. *Ann. ent. Soc. Amer.* 49: 195–204.
ROTH, L. M. and WILLIS, E. R. (1958). An analysis of oviparity and viviparity in the Blattaria. *Trans. Am. ent. Soc.* 83: 221–238.
ROTH, T. F. and PORTER, K. R. (1964). Yolk protein uptake in the oocyte of the mosquito *Aedes aegypti* L. *J. Cell Biol.* 20: 313–332.
ROTHSCHILD, M. (1965). The rabbit flea and hormones. *Endeavour* 24: 162–167.
ROWELL, C. H. F. (1964). Central control of an insect segmental reflex. I. Inhibition by different parts of the central nervous system. *J. exp. Biol.* 41: 559–572.
RUCK, P. R. (1957). The electrical responses of dorsal ocelli in cockroaches and grasshoppers. *J. Insect Physiol.* 1: 109–123.
RUCK, P. (1964). Retinal structures and photoreception. *A. Rev. Ent.* 9: 83–102.
RUCK, P. and EDWARDS, G. A. (1964). The structure of the insect dorsal ocellus. I. General organisation of the ocellus in dragonflies. *J. Morph.* 115: 1–25.
RUDALL, K. M. (1963). The chitin/protein complexes of insect cuticles. *Adv. Ins. Physiol.* 1: 257–314.
RUDALL, K. M. (1965). Skeletal structure in insects. *in* Goodwin, T. W. (Ed.), *Aspects of insect biochemistry*. Academic Press, London.
RUITER, L. de (1955). Countershading in caterpillars. *Archs néerl. Zool.* 11: 1–57.
RUITER, L. de, WOLVEKAMP, H. P., TOOREN, A. J. van and VLASBLOM, A. (1952). Experiments on the efficiency of the 'physical gill' (*Hydrous piceus* L., *Naucoris cimicoides* L., and *Notonecta glauca* L.). *Acta physiol. pharmac. néerl.* 2: 180–213.

SACKTOR, B. (1961). The role of mitochondria in respiratory metabolism of flight muscle. *A. Rev. Ent.* 6: 103–130.
SACKTOR, B. (1965). Energetics and respiratory metabolism of muscular contraction. *in* Rockstein, M. (Ed.), *The physiology of Insecta*. vol. 2. Academic Press, New York.
SAINI, R. S. (1964). Histology and physiology of the cryptonephridial system of insects. *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 116: 347–392.
SALT, G. (1963). The defence reaction of insects to metazoan parasites. *Parasitology* 53: 527–642.
SALT, G. (1961). The haemocytic reaction of insects to foreign bodies. *in* Ramsay, J. A. and Wigglesworth, V. B. (Eds.), *The cell and the organism*. Cambridge University Press.
SALT, G. (1965). Experimental studies in insect parasitism. XIII. The haemocytic reaction of a caterpillar to eggs of its habitual parasite. *Proc. R. Soc.* B, 162: 303–318.
SALT, G. (1968). The resistance of insect parasitoids to the defence reactions of their hosts. *Biol. Rev.* 43: 200–232.
SALT, R. W. (1961). Principles of insect cold-hardiness. *A. Rev. Ent.* 6: 55–74.
SANDERSON, A. R. (1961). The cytology of a diploid bisexual spider beetle, *Ptinus clavipes* Panzer and its triploid gynogenetic form *mobilis* Moore. *Proc. R. Soc. Edinb.* 67: 333–350.
SANG, J. H. (1959). Circumstances affecting the nutritional requirements of *Drosophila melanogaster*. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 77: 352–365.
SAUNDERS, D. S. (1964). Age-changes in the ovaries of the sheep ked, *Melophagus ovinus* (L.) (Diptera: Hippoboscidae). *Proc. R. ent. Soc. Lond.* A, 39: 68–72.
SAVAGE, A. A. (1956). The development of the Malpighian tubules of *Schistocerca gregaria* (Orthoptera). *Q. Jl microsc. Sci.* 97: 599–615.
SCHARRER, B. (1959). The role of neurosecretion in neuro-endocrine integration. *in* Gorbman, A. (Ed.), *Comparative endocrinology*. Wiley & Sons, New York.

SCHMITT, J. B. (1962). The comparative anatomy of the insect nervous system. *A. Rev. Ent.* 7: 137–156.

SCHNEIDER, D. (1964). Insect antennae. *A. Rev. Ent.* 9: 103–122.

SCHNEIDER, D. (1966). Chemical sense communication in insects. *Symp. Soc. exp. Biol.* 20: 273–297.

SCHNEIDER, F. (1962). Dispersal and migration. *A. Rev. Ent.* 7: 223–242.

SCHNEIDERMAN, H. A. and GILBERT, L. I. (1964). Control of growth and development in insects. *Science, N.Y.* 143: 325–333.

SCHNEIDERMAN, H. A. and HORWITZ, J. (1958). The induction and termination of facultative diapause in the chalcid wasps, *Mormoniella vitripennis* (Walker) and *Tritneptis klugii* (Ratzeburg). *J. exp. Biol.* 35: 520–551.

SCHNEIRLA, T. C. (1953). Modifiability in insect behaviour. *in* Roeder, K. D. (Ed.), *Insect physiology*. Wiley & Sons, New York.

SCHREINER, B. (1966). Histochemistry of the A cell neurosecretory material in the milkweed bug, *Oncopeltus fasciatus* Dallas (Heteroptera: Lygaeidae), with a discussion of the neurosecretory material/carrier substance problem. *Gen. comp. Endocrin.* 6: 388–400.

SCHWABE, J. (1906). Beiträge zur Morphologie und Histologie der tympanalen Sinnesapparate der Orthopteren. *Zoologica, Stuttg.* 20, no. 50: 1–154.

SCHWARTZKOPFF, J. (1964). Mechanoreception. *in* Rockstein, M. (Ed.), *The physiology of Insecta*. vol. 1. Academic Press, New York.

SCOTT, A. (1941). Reversal of sex production in *Micromalthus*. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole* 81: 420–431.

SCUDDER, G. G. E. (1959). The female genitalia of the Heteroptera: morphology and bearing on classification. *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 111: 405–467.

SCUDDER, G. G. E. (1961). The comparative morphology of the insect ovipositor. *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 113: 25–40.

SÉGUY, E. (1951a). Ordre des Anoploures ou poux. *in* Grassé, P.-P. (Ed.), *Traité de Zoologie*. vol. 10. Masson et Cie., Paris.

SÉGUY, E. (1951b). Ordre des Diptères. *in* Grassé, P.-P. (Ed.), *Traité de Zoologie*. vol. 10. Masson et Cie., Paris.

SELMAN, B. J. (1962). The fate of the blood cells during the life history of *Sialis lutaria* L. *J. Insect Physiol.* 8: 209–214.

SESHACHAR, B. R. and BAGGA, S. (1963). A cytochemical study of oogenesis in the dragonfly *Pantala flavescens* (Fabricius). *Growth* 27: 225–246.

SHARPLIN, J. (1963). A flexible cuticle in the wing bases of Lepidoptera. *Can. Ent.* 95: 96–100.

SHAUMAR, N. (1966). Anatomie du système nerveux et analyse des facteurs externes pouvant intervenir dans le déterminisme du sexe chez les Ichneumonidae Pimplinae. *Annls Sci. nat. Zool.* 8: 391–493.

SHAW, J. and STOBBART, R. H. (1963). Osmotic and ionic regulation in insects. *Adv. Ins. Physiol.* 1: 315–399.

SHRIVASTAVA, S. C. and RICHARDS, A. G. (1965). An autoradiographic study of the relation between hemocytes and connective tissue in the wax moth, *Galleria mellonella* L. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole* 128: 337–345.

SHULOV, A. and NAOR, D. (1964). Experiments on the olfactory responses and host-specificity of the Oriental rat flea (*Xenopsylla cheopis*) (Siphonaptera: Pulicidae). *Parasitology* 54: 225–232.

SIKES, E. K. and WIGGLESWORTH, V. B. (1931). The hatching of insects from eggs and the appearance of air in the tracheal system. *Q. Jl microsc. Sci.* 74: 165–192.

SINGH, T. (1958). Ovulation and corpus luteum formation in *Locusta migratoria migra-*

torioides Reiche and Fairmaire and *Schistocerca gregaria* (Forskål). *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 110: 1–20.

SLIFER, E. H. (1961). The fine structure of insect sense organs. *Int. Rev. Cytol.* 2: 125–159.

SLIFER, E. H., PRESTAGE, J. J. and BEAMS, H. W. (1957). The fine structure of the long basiconic sensory pegs of the grasshopper (Orthoptera, Acrididae) with special reference to those on the antenna. *J. Morph.* 101: 359–397.

SLIFER, E. H., PRESTAGE, J. J. and BEAMS, H. W. (1959). The chemoreceptors and other sense organs on the antennal flagellum of the grasshopper, (Orthoptera: Acrididae). *J. Morph.* 105: 145–191.

SLIFER, E. H. and SEKHON, S. S. (1963). The fine structure of the membranes which cover the egg of the grasshopper, *Melanoplus differentialis,* with special reference to the hydropyle. *Q. Jl microsc. Sci.* 104: 321–334.

SLIFER, E. H. and SEKHON, S. S. (1964a). Fine structure of the sense organs on the antennal flagellum of a flesh fly, *Sarcophaga argyrostoma* R.-D. (Diptera, Sarcophagidae). *J. Morph.* 114: 185–207.

SLIFER, E. H. and SEKHON, S. S. (1964b). The dendrites of the thin-walled olfactory pegs of the grasshopper (Orthoptera, Acrididae). *J. Morph.* 114: 393–409.

SLIFER, E. H. and SEKHON, S. S. (1964c). Fine structure of the thin-walled sensory pegs on the antenna of a beetle, *Popilius disjunctus* (Coleoptera: Passalidae). *Ann. ent. Soc. Amer.* 57: 541–548.

SLIFER, E. H., SEKHON, S. S. and LEES, A. D. (1964). The sense organs on the antennal flagellum of aphids (Homoptera), with special reference to the plate organs. *Q. Jl microsc. Sci.* 105: 21–30.

SMALLEY, A. E. (1960). Energy flow of a salt marsh grasshopper population. *Ecology* 41: 785–790.

SMITH, D. S. (1961). The structure of insect fibrillar flight muscle. *J. biophys. biochem. Cytol.* 10, suppl. 123–158.

SMITH, D. S. (1963). The organization and innervation of the luminescent organ in a firefly, *Photuris pennsylvanica* (Coleoptera). *J. Cell Biol.* 16: 323–359.

SMITH, D. S. (1965a). The flight muscles of insects. *Scient. Am.* 212, no. 6: 76–89.

SMITH, D. S. (1965b). The organisation of flight muscle in an aphid, *Megoura viciae* (Homoptera). With a discussion of the structure of synchronous and asynchronous striated muscle fibres. *J. Cell Biol.* 27: 379–393.

SMITH, D. S. (1965c). Synapses in the insect nervous system. *in* Treherne, J. E. and Beament, J. W. L. (Eds.), *The physiology of the insect central nervous system.* Academic Press, London.

SMITH, D. S. (1966). The organisation of flight muscle fibres in the Odonata. *J. Cell Biol.* 28: 109–126.

SMITH, D. S., GUPTA, B. L. and SMITH, U. (1966). The organisation and myofilament array of insect visceral muscles. *J. Cell Sci.* 1: 49–57.

SMITH, D. S. and TREHERNE, J. E. (1963). Functional aspects of the organisation of the insect nervous system. *Adv. Ins. Physiol.* 1: 401–484.

SMITH, J. N. (1955). Detoxication mechanisms in insects. *Biol. Rev.* 30: 455–475.

SMITH, U. and SMITH, D. S. (1966). Observations on the secretory processes in the corpus cardiacum of the stick insect, *Carausius morosus. J. Cell Sci.* 1: 59–66.

SNODGRASS, R. E. (1927). Morphology and mechanism of the insect thorax. *Smithson misc. Collns* 80, no. 1, 108 pp.

SNODGRASS, R. E. (1928). Morphology and evolution of the insect head and its appendages. *Smithson. misc. Collns* 81, no. 3, 158 pp.

SNODGRASS, R. E. (1935). *Principles of insect morphology.* McGraw-Hill, New York.

SNODGRASS, R. E. (1944). The feeding apparatus of biting and sucking insects affecting

men and animals. *Smithson. misc. Collns* 104, no. 7, 113 pp.
SNODGRASS, R. E. (1947). The insect cranium and the 'epicranial suture'. *Smithson. misc. Collns* 107, no. 7, 52 pp.
SNODGRASS, R. E. (1952). *A textbook of arthropod anatomy*. Cornell Univ. Press, Ithaca.
SNODGRASS, R. E. (1954). Insect metamorphosis. *Smithson. misc. Collns* 122, no. 9, 124 pp.
SNODGRASS, R. E. (1956). *Anatomy of the honey bee*. Constable and Co., London.
SNODGRASS, R. E. (1957). A revised interpretation of the external reproductive organs of male insects. *Smithson. misc. Collns* 135, no. 6, 60 pp.
SNODGRASS, R. E. (1958). Evolution of arthropod mechanisms. *Smithson. misc. Collns* 138, no. 2, 77 pp.
SNODGRASS, R. E. (1960). Facts and theories concerning the insect head. *Smithson. misc. Collns* 142: 1–61.
SOTAVALTA, O. (1963). The flight-sounds of insects. *in* Busnel, R.-G. (Ed.), *Acoustic behaviour of animals*. Elsevier, Amsterdam.
SOUMALAINEN, E. (1962). Significance of parthenogenesis in the evolution of insects. *A. Rev. Ent.* 7: 349–366.
SOUTH, R. (1941). *The butterflies of the British Isles*. Warne and Co., London.
SOUTHWOOD, T. R. E. (1956). The structure of the eggs of the terrestrial Heteroptera and its relationship to the classification of the group. *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 108: 163–221.
SOUTHWOOD, T. R. E. (1961). A hormonal theory of the mechanism of wing polymorphism in Heteroptera. *Proc. R. ent. Soc. Lond.* A, 36: 63–66.
SOUTHWOOD, T. R. E. (1962). Migration of terrestrial arthropods in relation to habitat. *Biol. Rev.* 37: 171–214.
SOUTHWOOD, T. R. E. and LESTON, D. (1959). *Land and water bugs of the British Isles*. Warne and Co., London.
SPICKETT, S. G. (1963). Genetic and developmental studies of a quantitative character. *Nature, Lond.* 199: 870–873.
SPIEGLER, P. E. (1962). Uric acid and urate storage in the larva of *Chrysopa carnea* Stephens (Neuroptera, Chrysopidae). *J. Insect Physiol.* 8: 127–132.
SPIELMAN, A. (1964). The mechanics of copulation in *Aedes aegypti*. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole* 127: 324–344.
SRIVASTAVA, P. N. and GUPTA, P. D. (1961). Excretion of uric acid in *Periplaneta americana* L. *J. Insect Physiol.* 6: 163–167.
SRIVASTAVA, U. S. and KHARE, M. K. (1966). The development of Malpighian tubules and associated structures in *Philosamia ricini* (Lepidoptera, Saturnidae). *J. Zool.* 150: 145–163.
STADDON, B. W. (1955). The excretion and storage of ammonia by the aquatic larva of *Sialis lutaria* (Neuroptera). *J. exp. Biol.* 32: 84–94.
STADDON, B. W. (1959). Nitrogen excretion in nymphs of *Aeshna cyanea* (Müll.) (Odonata, Anisoptera). *J. exp. Biol.* 36: 566–574.
STAY, B. and GELPERIN, A. (1966). Physiological basis of ovipositional behaviour in the false ovoviviparous cockroach *Pycnoscelus surinamensis* (L.). *J. Insect Physiol.* 12: 1217–1226.
STEINHARDT, R. A., MORITA, H. and HODGSON, E. S. (1966). Mode of action of straight chain hydrocarbons on primary chemoreceptors of the blowfly, *Phormia regina*. *J. cell. Physiol.* 67: 53–62.
STOBBART, R. H. and SHAW, J. (1964). Salt and water balance: excretion. *in* Rockstein, M. (Ed.), *The physiology of Insecta*. vol. 3. Academic Press, New York.
STOWER, W. J. (1959). The colour patterns of hoppers of the desert locust (*Schistocerca gregaria* Forskål). *Anti-Locust Bull.* no. 32, 75 pp.

STOWER, W. J. and GRIFFITHS, J. F. (1966). The body temperature of the desert locust (*Schistocerca gregaria*). *Entomologia exp. appl.* 9: 127–178.

STRANGWAYS-DIXON, J. (1959). Hormonal control of selective feeding in female *Calliphora erythrocephala* Meig. *Nature, Lond.* 184: 2040–2041.

STRIDE, G. O. (1957). Investigations into the courtship behaviour of the male of *Hypolimnas misippus* L. (Lepidoptera, Nymphalidae), with special reference to the role of visual stimuli. *Br. J. Anim. Behav.* 5: 153–167.

STRONG, L. (1966). On the occurrence of neuroglandular axons within the sympathetic nervous system of a locust, *Locusta migratoria migratorioides*. *J. R. micros. Soc.* 86: 141–149.

STUART, D. C. and EDWARDS, G. A. (1958). Intercellular bars at myochitin junctions. *N.Y. State Dept. Health Ann. Rept. Div. Labs. and Research* (1958), 49–50.

SUGA, N. and KATSUKI, Y. (1961). Central mechanism of hearing in insects. *J. exp. Biol.* 38: 545–558.

SUTCLIFFE, D. W. (1963). The chemical composition of haemolymph in insects and some other arthropods, in relation to their phylogeny. *Comp. Biochem. Physiol.* 9: 121–135.

SYMMONS, P. and CARNEGIE, A. J. M. (1959). Some factors affecting breeding and oviposition of the red locust, *Nomadacris septemfasciata* (Serv.). *Bull. ent. Res.* 50: 333–353.

SYRJÄMÄKI, J. (1962). Humidity perception in *Drosophila melanogaster*. *Suomal. eläin-ja Kasvit. Seur. van Julk.* 23, no. 3, 74 pp.

TELFER, W. H. (1965). The mechanism and control of yolk formation. *A. Rev. Ent.* 10: 161–184.

THOMAS, J. G. (1954). The post-embryonic development of the dorsal part of the pterothoracic skeleton and certain muscles of *Locusta migratoria migratorioides* (Reiche & Fairm.). *Proc. zool. Soc. Lond.* 124: 229–238.

THOMAS, J. G. (1965). The abdomen of the female desert locust (*Schistocerca gregaria* Forskål) with special reference to the sense organs. *Anti-Locust Bull.* no. 42, 20 pp. figs.

THOMSEN, E. and MOLLER, I. (1963). Influence of neurosecretory cells and of corpus allatum on intestinal protease activity in the adult *Calliphora erythrocephala* Meig. *J. exp. Biol.* 40: 301–321.

THORPE, W. H. (1930). The biology, post-embryonic development, and economic importance of *Cryptochaetum iceryae* (Diptera, Agromyzidae) parasitic on *Icerya purchasi* (Coccidae, Monophlebini). *Proc. zool. Soc. Lond.* 1930, 929–971.

THORPE, W. H. (1950). Plastron respiration in aquatic insects. *Biol. Rev.* 25: 344–390.

THORPE, W. H. (1963). *Learning and instinct in animals*. Methuen & Co., London.

THORPE, W. H. and CRISP, D. J. (1947a). Studies on plastron respiration. I. The biology of *Aphelocheirus* (Hemiptera, Aphelocheiridae (Naucoridae)) and the mechanism of plastron retention. *J. exp. Biol.* 24: 227–269.

THORPE, W. H. and CRISP, D. J. (1947b). Studies on plastron respiration. III. The orientation responses of *Aphelocheirus* (Hemiptera, Aphelocheiridae (Naucoridae)) in relation to plastron respiration; together with an account of specialised pressure receptors in aquatic insects. *J. exp. Biol.* 24: 310–328.

THORPE, W. H. and CRISP, D. J. (1949). Studies on plastron respiration. IV. Plastron respiration in the Coleoptera. *J. exp. Biol.* 26: 219–260.

THORPE, W. H. and JONES, F. G. W. (1937). Olfactory conditioning in a parasitic insect and its relation to the problem of host selection. *Proc. R. Soc.* B, 124: 56–81.

THORSTEINSON, A. J. (1960). Host selection in phytophagous insects. *A. Rev. Ent.* 5: 193–218.

TICE, L. W. and SMITH, D. S. (1965). The localisation of myofibrillar ATPase activity in the flight muscles of the blowfly, *Calliphora erythrocephala*. *J. Cell Biol.* 25: 121–136.

TIEGS, O. W. (1955). The flight muscles of insects—their anatomy and histology; with

some observations on the structure of striated muscle in general. *Phil. Trans. R. Soc.* B, 238: 221–348.

TILLYARD, R. J. (1917). *The biology of dragonflies*. Cambridge University Press.

TILLYARD, R. J. (1918). The panorpoid complex. I. The wing-coupling apparatus, with special reference to the Lepidoptera. *Proc. Linn. Soc. N.S.W.* 43: 286–319.

TINBERGEN, N. (1951). *The study of instinct*. Oxford University Press.

TINDALL, A. R. (1963). The skeleton and musculature of the thorax and limbs of the larva of *Limnephilus* sp. (Trichoptera, Limnephilidae). *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 115: 409–477.

TINDALL, A. R. (1964). The skeleton and musculature of the larval thorax of *Triaenodes bicolor* Curtis. (Trichoptera: Limnephilidae). *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 116: 151–210.

TÓTH, L. (1952). The role of nitrogen-active micro-organisms in the nitrogen metabolism of insects. *Tijdschr. Ent.* 95: 43–62.

TRAGER, W. (1953). Nutrition. *in* Roeder, K. D. (Ed.), *Insect physiology*. Wiley & Sons, New York.

TREHERNE, J. E. (1962). The physiology of absorption from the alimentary canal in insects. *Viewpoints in Biology*. 1: 201–241.

TREHERNE, J. E. (1965a). The chemical environment of the insect central nervous system. *in* Treherne, J. E. and Beament, J. W. L. (Eds.), *The physiology of the insect central nervous system*. Academic Press, London.

TREHERNE, J. E. (1965b). The distribution and exchange of inorganic ions in the central nervous system of the stick insect *Carausius morosus*. *J. exp. Biol.* 42: 7–28.

TREHERNE, J. E. (1965c). Active transport in insects. *in* Goodwin, T. W. (Ed.), *Aspects of insect biochemistry*. Academic Press, London.

TREHERNE, J. E. (1966). *The neurochemistry of arthropods*. Cambridge University Press.

TREHERNE, J. E. (1967). Gut absorption. *A. Rev. Ent.* 12: 43–58.

TUXEN, S. L. (1956). *Taxonomist's glossary of genitalia in insects*. Munksgaard, Copenhagen.

ULLMANN, S. L. (1964). The origin and structure of the mesoderm and the formation of the coelomic sacs in *Tenebrio molitor* L. (Insecta, Coleoptera). *Phil. Trans. R. Soc.* B, 248: 254–277.

URQUHART, F. A. (1960). *The monarch butterfly*. University of Toronto Press.

USHERWOOD, P. N. R. (1963). Spontaneous miniature potentials from insect muscle fibres. *J. Physiol., Lond.* 169: 149–160.

UVAROV, B. P. (1948). Recent advances in acridology: anatomy and physiology of Acrididae. *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 99: 1–75.

UVAROV, B. P. (1966). *Grasshoppers and locusts*. Cambridge University Press.

VARLEY, G. C. (1937). Aquatic insect larvae which obtain oxygen from the roots of plants. *Proc. R. ent. Soc. Lond.* A, 12: 55–60.

VIELMETTER, W. (1958). Physiologie des Verhaltens zur Sonnenstrahlung bei dem Tagfalter *Argynnis paphia* L. I. Untersuchungen im Freiland. *J. Insect Physiol.* 2: 13–37.

VOGEL, S. (1966). Flight in *Drosophila*. I. Flight performance of tethered flies. *J. exp. Biol.* 44: 567–578.

WADDINGTON, C. H. (1941). The genetic control of wing development in *Drosophila*. *J. Genet.* 41: 75–139.

WADDINGTON, C. H. (1956). *Principles of embryology*. Allen & Unwin, London.

WALKER, P. A. (1965). The structure of the fat body in normal and starved cockroaches as seen with the electron microscope. *J. Insect Physiol.* 11: 1625–1631.

WALKER, T. J. (1962). Factors responsible for intraspecific variation in the calling songs

of crickets. *Evolution, Lancaster, Pa.* 16: 407–428.
WALLACE, G. K. (1958). Some experiments on form perception in the nymphs of the desert locust, *Schistocerca gregaria* Forsk. *J. exp. Biol.* 35: 765–775.
WALLACE, G. K. (1959). Visual scanning in the desert locust *Schistocerca gregaria* Forskål. *J. exp. Biol.* 36: 512–525.
WALLS, G. L. (1942). *The vertebrate eye.* Cranbrook Press, Michigan.
WALOFF, Z. (1946). A long-range migration of the desert locust from southern Morocco to Portugal, with an analysis of concurrent weather conditions. *Proc. R. ent. Soc. Lond.* A, 21: 81–84.
WALOFF, Z. (1953). Flight in desert locusts in relation to humidity. *Bull. ent. Res.* 43: 575–580.
WALOFF, Z. (1963). Field studies on solitary and *transiens* desert locusts in the Red Sea area. *Anti-Locust Bull.* no. 40, 93 pp.
WALOFF, Z. and RAINEY, R. C. (1951). Field studies on factors affecting the displacements of desert locust swarms in eastern Africa. *Anti-Locust Bull.* no. 9, 1–50.
WALSH, E. O'F. (1961). *An introduction to biochemistry.* English Universities Press, London.
WALSHE, B. M. (1950). The function of haemoglobin in *Chironomus plumosus* under natural conditions. *J. exp. Biol.* 27: 73–95.
WATERHOUSE, D. F. (1957). Digestion in insects. *A. Rev. Ent.* 2: 1–18.
WATERHOUSE, D. F. and DAY, M. P. (1953). Function of the gut in absorption, excretion, and intermediary metabolism. *in* Roeder, K. D. (Ed.), *Insect physiology.* Wiley & Sons, New York.
WATERHOUSE, D. F. and WRIGHT, M. (1960). The fine structure of the mosaic midgut epithelium of blowfly larvae. *J. Insect Physiol.* 5: 230–239.
WATERHOUSE, F. L. (1955). Microclimatological profiles in grass cover in relation to biological problems. *Q. Jl R. met. Soc.* 81: 63–71.
WATSON, J. A. L. (1963). The cephalic endocrine system in the Thysanura. *J. Morph.* 113: 359–373.
WAY, M. J. (1950). The structure and development of the larval cuticle of *Diataraxia oleracea* (Lepidoptera). *Q. Jl microsc. Sci.* 91: 145–182.
WEBB, J. E. (1948). The origin of the atrial spines in the spiracles of sucking lice of the Genus *Haematopinus* Leach. *Proc. zool. Soc. Lond.* 118: 582–587.
WEEVERS, R. de G. (1965). Proprioceptive reflexes and the co-ordination of locomotion in the caterpillar of *Antheraea pernyi* (Lepidoptera). *in* Treherne, J. E. and Beament, J. W. L. (Eds.), *The physiology of the insect central nervous system.* Academic Press, London.
WEEVERS, R. de G. (1966a). The physiology of a lepidopteran muscle receptor. I. The sensory response to stretching. *J. exp. Biol.* 44: 177–194.
WEEVERS, R. de G. (1966b). The physiology of a lepidopteran muscle receptor. II. The function of the receptor muscle. *J. exp. Biol.* 44: 195–208.
WEIR, J. S. (1959). The influence of worker age on trophogenic larval dormancy in the ant *Myrmica. Insectes soc.* 6: 271–290.
WEIS-FOGH, T. (1949). An aerodynamic sense organ stimulating and regulating flight in locusts. *Nature, Lond.* 164: 873.
WEIS-FOGH, T. (1952). Fat combustion and metabolic rate of flying locusts (*Schistocerca gregaria* Forskål). *Phil. Trans. R. Soc.* B, 237: 1–36.
WEIS-FOGH, T. (1956a). Biology and physics of locust flight. II. Flight performance of the desert locust (*Schistocerca gregaria*). *Phil. Trans. R. Soc.* B, 239: 459–510.
WEIS-FOGH, T. (1956b). Biology and physics of locust flight. IV. Notes on sensory mechanisms in locust flight. *Phil. Trans. R. Soc.* B, 239: 553–584.
WEIS-FOGH, T. (1961). Power in flapping flight. *in* Ramsay, J. A. and Wigglesworth,

V. B. (Eds.), *The cell and the organism.* Cambridge University Press.
WEIS-FOGH, T. (1964a). Functional design of the tracheal system of flying insects as compared with the avian lung. *J. exp. Biol.* 41: 207–227.
WEIS-FOGH, T. (1964b). Diffusion in insect wing muscle, the most active tissue known. *J. exp. Biol.* 41: 229–256.
WEIS-FOGH, T. (1964c). Control of basic movements in flying insects. *Symp. Soc. exp. Biol.* 18: 343–361.
WEIS-FOGH, T. and JENSEN, M. (1956). Biology and physics of locust flight. I. Basic principles in insect flight. A critical review. *Phil. Trans. R. Soc.* B, 239: 415–458.
WEITZ, B. (1964). Feeding habits of tsetse flies. *Endeavour* 23: 38–42.
WELLINGTON, W. G. (1945). Conditions governing the distribution of insects in the free atmosphere. III. Thermal convection. *Can. Ent.* 77: 44–49.
WELLINGTON, W. G. (1953). Motor responses evoked by the dorsal ocelli of *Sarcophaga aldrichi* Parker, and the orientation of the fly to plane polarised light. *Nature, Lond.* 172: 1177–1179.
WENDLER, G. (1966). The co-ordination of walking movements in arthropods. *Symp. Soc. exp. Biol.* 20: 229–250.
WENNER, A. M. (1962). Sound production during the waggle dance of the honey bee. *Anim. Behav.* 10: 79–95.
WENNER, A. M. (1964). Sound communication in honeybees. *Scient. Am.* 210: 116–124.
WHEDON, A. D. (1938). The aortic diverticula of the Odonata. *J. Morph.* 63: 229–261.
WHEELER, W. M. (1922). *Social life among the insects.* Constable & Co., London.
WHEELER, W. M. (1926). *Ants. Their structure, development and behaviour.* Columbia University Press, New York.
WHITE, M. J. D. (1954). *Animal cytology and evolution.* Cambridge University Press.
WHITE, M. J. D. (1964). Cytogenetic mechanisms in insect reproduction. *Symp. R. ent. Soc. Lond.* 2: 1–12.
WHITE, R. H. (1961). Analysis of the development of the compound eye in the mosquito, *Aedes aegypti. J. exp. Zool.* 148: 223–239.
WHITING, P. W. (1945). The evolution of male haploidy. *Q. Rev. Biol.* 20: 231–260.
WHITTEN, J. M. (1957). The supposed pre-pupa in cyclorrhaphous Diptera. *Q. Jl microsc. Sci.* 98: 241–249.
WHITTEN, J. M. (1962). Breakdown and formation of connective tissue in the pupal stage of an insect. *Q. Jl microsc. Sci.* 103: 359–367.
WHITTEN, J. M. (1964). Connective tissue membranes and their apparent role in transporting neurosecretory and other secretory products in insects. *Gen. Comp. Endocrin.* 4: 176–192.
WIGGLESWORTH, V. B. (1931). The physiology of excretion in a blood-sucking insect, *Rhodnius prolixus* (Hemiptera, Reduviidae). *J. exp. Biol.* 8: 411–427.
WIGGLESWORTH, V. B. (1942). The storage of protein, fat, glycogen and uric acid in the fat body and other tissues of mosquito larvae. *J. exp. Biol.* 19: 56–77.
WIGGLESWORTH, V. B. (1952). Symbiosis in blood-sucking insects. *Tijdschr. Ent.* 95: 63–69.
WIGGLESWORTH, V. B. (1954a). Growth and regeneration in the tracheal system of an insect, *Rhodnius prolixus* (Hemiptera). *Q. Jl microsc. Sci.* 95: 115–137.
WIGGLESWORTH, V. B. (1954b). *The physiology of insect metamorphosis.* Cambridge University Press.
WIGGLESWORTH, V. B. (1956). The haemocytes and connective tissue formation in an insect, *Rhodnius prolixus* (Hemiptera). *Q. Jl microsc. Sci.* 97: 89–98.
WIGGLESWORTH, V. B. (1957a). The physiology of insect cuticle. *A. Rev. Ent.* 2: 37–54.
WIGGLESWORTH, V. B. (1957b). The action of growth hormones in insects. *Symp. Soc.*

exp. Biol. 11: 204–226.

WIGGLESWORTH, V. B. (1959a). Insect blood cells. *A. Rev. Ent.* 4: 1–16.

WIGGLESWORTH, V. B. (1959b). *The control of growth and form.* Cornell University Press, Ithaca.

WIGGLESWORTH, V. B. (1959c). The role of the epidermal cells in the migration of tracheoles in *Rhodnius prolixus* (Hemiptera). *J. exp. Biol.* 36: 632–640.

WIGGLESWORTH, V. B. (1961). Some observations on the juvenile hormone effect of farnesol in *Rhodnius prolixus* Stål (Hemiptera). *J. Insect Physiol.* 7: 73–78.

WIGGLESWORTH, V. B. (1963). A further function of the air sacs in some insects. *Nature, Lond.* 198: 106.

WIGGLESWORTH, V. B. (1964). The hormonal regulation of growth and reproduction in insects. *Adv. Ins. Physiol.* 2: 247–336.

WIGGLESWORTH, V. B. (1965). *The principles of insect physiology.* Methuen & Co., London.

WIGGLESWORTH, V. B. and BEAMENT, J. W. L. (1950). The respiratory mechanisms of some insect eggs. *Q. Jl microsc. Sci.* 91: 429–452.

WIGGLESWORTH, V. B. and SALPETER, M. M. (1962a). Histology of the Malpighian tubules of *Rhodnius prolixus* Stål (Hemiptera). *J. Insect Physiol.* 8: 299–307.

WIGGLESWORTH, V. B. and SALPETER, M. M. (1962b). The aeroscopic chorion of the egg of *Calliphora erythrocephala* Meig. (Diptera) studied with the electron microscope. *J. Insect Physiol.* 8: 635–641.

WILDE, J. de (1947). Contribution to the physiology of the heart of insects with special reference to the alary muscles. *Archs. néerl. Physiol.* 28: 530–542.

WILDE, J. de (1962). Photoperidism in insects and mites. *A. Rev. Ent.* 7: 1–26.

WILDE, J. de (1964a). Reproduction. *in* Rockstein, M. (Ed.), *The physiology of Insecta.* vol. 1. Academic Press, New York.

WILDE, J. de (1964b). Reproduction—endocrine control. *in* Rockstein, M. (Ed.), *The physiology of Insecta.* vol. 1. Academic Press, New York.

WILDE, J. de and BOER, J. A. de (1961). Physiology of diapause in the adult colorado beetle II. Diapause as a case of pseudo-allatectomy. *J. Insect Physiol.* 6: 152–161.

WILLIAMS, C. B. (1930). *The migration of butterflies.* Oliver and Boyd, Edinburgh.

WILLIAMS, C. B. (1951). Seasonal changes in flight direction of migrant butterflies in the British Isles. *J. Anim. Ecol.* 20: 180–190.

WILLIAMS, C. B. (1958). *Insect migration.* Collins, London.

WILLIAMS, J. R. (1951). The factors which promote and influence the oviposition of *Nemeritis canescens* Grav. (Ichneumonidae, Ophioninae). *Proc. R. ent. Soc. Lond.* A, 26: 49–58.

WILSON, D. M. (1962). Bifunctional muscles in the thorax of grasshoppers. *J. exp. Biol.* 39. 669–677.

WILSON, D. M. (1964). Relative refractoriness and patterned discharge of locust flight motor neurons. *J. exp. Biol.* 41: 191–205.

WILSON, D. M. (1965a). Proprioceptive leg reflexes in cockroaches. *J. exp. Biol.* 43: 397–410.

WILSON, D. M. (1965b). The nervous co-ordination of insect locomotion. *in* Treherne, J. E. and Beament, J. W. L. (Eds.), *The physiology of the insect central nervous system.* Academic Press, London.

WILSON, D. M. (1966a). Insect walking. *A. Rev. Ent.* 11: 103–122.

WILSON, D. M. (1966b). Central nervous mechanisms for the generation of rhythmic behaviour in arthropods. *Symp. Soc. exp. Biol.* 20: 199–228.

WILSON, D. M. and GETTRUP, E. (1963). A stretch reflex controlling wingbeat frequency in grasshoppers. *J. exp. Biol.* 40: 171–185.

WILSON, D. M. and WEIS-FOGH, T. (1962). Patterned activity of co-ordinated motor units, studied in flying locusts. *J. exp. Biol.* 39: 643–667.
WILSON, D. M. and WYMAN, R. J. (1963). Phasically unpatterned nervous control of dipteran flight. *J. Insect Physiol.* 9: 859–865.
WILSON, E. O. (1962). Chemical communication among workers of the fire ant *Solenopsis saevissima* (Fr. Smith) 1. The organisation of mass-foraging. *Anim. Behav.* 10: 134–164.
WILSON, E. O. (1963a). The social biology of ants. *A. Rev. Ent.* 8: 345–368.
WILSON, E. O. (1963b). Pheromones. *Scient. Am.* 208, no. 4: 2–11.
WOLBARSHT, M. L. (1960). Electrical characteristics of insect mechanoreceptors. *J. gen. Physiol.* 44: 105–122.
WOLFE, L. S. (1954a). The deposition of the third instar larval cuticle of *Calliphora erythrocephala*. *Q. Jl microsc. Sci.* 95: 49–66.
WOLFE, L. S. (1954b). Studies of the development of the imaginal cuticle of *Calliphora erythrocephala*. *Q. Jl microsc. Sci.* 95: 67–78.
WOLKEN, J. J., CAPENOS, J. and TURANO, A. (1957). Photoreceptor structures. III. *Drosophila melanogaster*. *J. biophys. biochem. Cytol.* 3: 441–447.
WOODROW, D. F. (1963). Egg laying behaviour in locusts. Ph.D. Thesis, University of London.
WOODROW, D. F. (1965). The responses of the African migratory locust, *Locusta migratoria migratorioides* R. & F. to the chemical composition of the soil at oviposition. *Anim. Behav.* 13: 348–356.
WYATT, G. R. (1961). The biochemistry of insect haemolymph. *A. Rev. Ent.* 6: 75–102.
WYATT, I. J. (1961). Pupal paedogenesis in the Cecidomyiidae (Diptera). I. *Proc. R. ent. Soc. Lond.* A, 36: 133–143.
WYATT, I. J. (1963). Pupal paedogenesis in the Cecidomyiidae (Diptera). II. *Proc. R. ent. Soc. Lond.* A, 38: 136–144.

YEAGER, J. F. (1945). The blood picture of the southern army worm (*Prodenia uridania*). *J. agric. Res.* 71: 1–40.
YOUNG, E. C. (1965a). The incidence of flight polymorphism in British Corixidae and description of the morphs. *J. Zool.* 146: 567–576.
YOUNG, E. C. (1965b). Flight muscle polymorphism in British Corixidae: ecological observations. *J. Anim. Ecol.* 34: 353–390.

ZEBE, E. C. and McSHAN, W. H. (1957). Lactic acid α-glycerophosphate dehydrogenases in insects. *J. gen. Physiol.* 40: 779–790.
ZHUZHIKOV, D. P. (1964). Function of the peritrophic membrane in *Musca domestica* L. and *Calliphora erythrocephala* Meig. *J. Insect Physiol.* 10: 273–278.
ZIEGLER-GÜNDER, I. (1956). Pterine: Pigmente und Wirkstoffe im Tierreich. *Biol. Rev.* 31: 313–348.

TAXONOMIC INDEX

Some indication of the subject dealt with by each page reference may be obtained by cross-reference to the following table of contents.

قائمة المصطلحات العلمية

A

Absorption	امتصاص (غذاء مهضوم أو ماء ... الخ)
Absorptive region	منطقة امتصاص
Acceptance threshold	الحد الحرج للتنبيه
Accessory cell	خلية إضافية
Acephalic	بدون محفظة رأس متصلبة واضحة ، كما فى الكثير من الأطوار غير الكاملة لثنائية الأجنحة
Acetyl choline	أستيل كولين
Acetyl choline estrase	أستيل كولين إستريز
Acid gland	الغدة الحمضية أو غدة السم وتوجد فى آلة اللسع للنحل والزنابير
Acrotergite	الجزء الأمامى قبل الضلعى من صفيحة الترجة فى الحلقة الثانية
Action potential	فرق الجهد على الغشاء العصبى الناتج من وجود تنبيه عصبى (جهد العمل)
Aculea	شعرة دقيقة إبرية الشكل توجد على أجنحة الحشرات حرشفية الأجنحة
Adecticus	ليس لها القدرة على تحريك أجزاء الفم كما فى الكثير من العذارى
Adiophaemocytes	خلايا غير متحركة
Aedeagus	القضيب أو عضو الإيلاج فى الذكر
Afferent or motor fibers	ليفة مصورة أو محركة
Afferent or sensory axon	محور حسى (موصل)
Aggressive stridulation	الصرير العدوانى
Air sac	كيس هوائى
Aliform muscles	عضلات جناحية
Alimentary canal	القناة الهضمية فى الحشرات
Alinotum	صلبيات الجناح الحاملة للصفحة الظهرية للصدر الجناحى
Alkaline gland	الغدة القاعدية وهى غدة ثانوية توجد فى آلة اللسع للنحل والزنابير
Allomone	مادة متداولة فى الاتصالات الكيماوية بين الأفراد من مختلف الأنواع ، وتفيد الراسل أو كلا من الراسل والمستقبل
Ambulatory	مهيأ للمشى
Ametabolous	بدون تحول ملحوظ ، كما فى بروتيورا

minotic cavity	تجويف رهلي يوجد الجنين على سطحه الظهرى ويحدد هذا التجويف بغشاء
mphipneustic	طرفى الثغور
	فى حرشفية الأجنحة . طريقة ارتباط الجناح التى فيها يتم للمنطقة العضدية من الجناح الخلفى
mplexiform	أن تبرز أسفل الجناح الأمامى
nal lobe	الجزء الخلفى من الجناح الذى تشغله العروق الخلفية
nal palpillae	ملامس شرجية
nal siphon	ممص شرجى
Anamorphosis	نمو بعد جنينى تم فيه إضافة حلقات بطنية فى وقت الانسلاخ
Anautogenous	الحشرات اللاذاتية التكاثر
Angulate	تكون زاوية ، وهو عكس التدوير
Anlerior valve	صمام أمامى
Annular	يشبه الحلقة أو حلقى الشكل
Annular ledges	نتوءات حلقية
Annulate	حلقى ، يحمل أقساما حلقية الشكل
Anteclypeus	الجزء السفلى من الجبهة الدرقية فى الحشرات الماصة
Antecosta	العرق الداخلى المميز للحد البين حلقى والذى تندغم به العضلات الطولية للحلقة الثانية
Antecostal suture	الدرز الخارجى الذى يدل على العرق الداخلى (الدرز قبل الضلعى)
Antenna	قرن استشعار
Antennifer	زائدة مفصلية فى التجويف الذى يخرج منه قرن الاستشعار
Anus	فتحة الشرج (نهاية القناة الهضمية)
Aorta	الأورطى
Apneustic	مغلق الثغور
Apodeme	نمو داخلى من الجليد ترتبط به العضلات
Apodous	بدون أرجل
Apolysis	انسلاخ داخلى
Apophysis	نمو داخلى من الجليد ترتبط به العضلات
Aposematic	إنذار ، كما التلون التنكرى الواضح ، أو اتخاذ سلوك الحيوانات السامة أو الخطرة
Appendages	زوائد
Appendiculate	تحمل زائدة أو زوائد
Apposction eyes	العيون المتقابلة
Apposed	لها أسطح متجاورة أو عكس بعضها البعض
Aptery	الحالة التى تنعدم فيها الأجنحة

Apterygota	الحشرات عديمة الأجنحة
Aquatic insects	حشرات مائية أى تعيش فى الماء
Arista	شوكة كبيرة ، تكون ظهرية فى العادة على العقلة القمية لقرن الاستشعار فى بعض ثنائيات الأجنحة
Arolium	قرص يشبه الوسادة بين مخلبى الرسغ ، (مستقيمة الأجنحة) ، أو وسائد مزدوجة نصفية الأجنحة)
Arrhenotoky	تولد بكرى يكون فيه النسل كله من الذكور
Asexual	ليس به أجناس منفصلة ، ينشأ عن التوالد البكرى
Astrotaxis	التحرك النجمى
Atrium	الدهليز
Atrophied	غير نام ، أثرى
Attenuate	مدبب القمة
Automize	بتر عضو
Axillary cord	الحبل المحورى
Axillary sclerites	صلبيات عند قاعدة الجناح
Axon	محور عصبى

B

Basal cell	فى غشائية الأجنحة ، خلية توجد بالقرب من قاعدة الجناح
Basal vein	فى غشائية الأجنحة ، عرق يصل بين العرقين التحت ضلعى والزندى
Basalare	فوق البلورا فوق الإسترنة التى تندغم بها العضلات البلورية الجناحية الأمامية
Basement membrane	غشاء قاعدى
Basitarsus	العقلة الرسغية القاعدية
Bifid, Bifurcate	شق متشعب ، ينقسم إلى جزئين
Bipectinate	ذو زوائد مشطية الشكل أو تمتد على كلا الجانبين ، كما فى قرن الاستشعار المشطى المضاعف
Bipolar	ثنائية القطب
Bisexual	به جنسان واضحان
Bitter substance	المواد المرة
Blood gill	زوائد مجوفة من جدار الجسم يقوم فيها الدم بدورة ولكن ينقصها وجود القصبات الهوائية ، توجد فى يرقات الحشرات داخلية الأجنحة ، من المحتمل أنها تعمل على حفظ التوازن الأيونى
Blotch mines	أنفاق عريضة غير منتظمة تنشأ فى الأوراق خاصة بواسطة يرقات حرشفية الأجنحة
Brachypted	الحالة التى تكون فيها الأجنحة قصيرة أو أثرية

Brain مخ

Brood في إستربستر، هو الفراغ الموجود بين بطن الأنثى وجلد التعذير ، والذى من خلاله تخرج المثلثيات passage

Bursa Copulatrix غرفة تزاوج ، كما فى حرشفية الأجنحة

Bursh border حافة شبيهة بالفرشاة

C

Calypter ثنية قاعدية صغيرة أو فص فى الحافة الخلفية لجناح ثنائية الأجنحة تغطى دبوس التوازن

Calyx الكأس

Campodeiform مظهر جسمها العام يشبه Campodeidae (دبليورا) ، ويستعمل الاصطلاح لوصف اليرقة

Candal vesicle مثانة زعنفية

Capitate صولجانى الشكل ، ذو استطالة قمية مفاجئة

Caudate يحمل زائدة أو امتداد يشبه الذيل

فى بعض غشائيات الأجنحة ، العمر اليرق الأول الذى فيه تشكل الحلقة البطنية النهائية امتداد يشبه الذيل Caudat larvae

(جمعها Cenchri) فص غشائى رقيق أو مسافة موجودة على كل من جانبى ظهر آلصدر الخلفى لغشائيات Cement أسمنت

Cenchrus الأجنحة السمفيتية

Cephalic trachea قصبه هوائية رأسية

الرأس والصدر المتداخلان فى العناكب والقشريات ، وذلك الجزء من العذرى المكبلة الذى يغطى الرأس والصدر ، Cephalothorax كما فى إستربسبترا

Cerus (جمعها Cerci) زائدة من الحلقة البطنية الحادية عشرة

Cervix الرقبة (العنق)

Cervical sclerites صلبيات صغيرة على الغشاء بين الرأس والصدر

Chaeta شعر أو شوكة متمفصلة

(جمعها Chataetosemata) فى حرشفية الأجنحة أعضاء حسية توجد على الرأس بين الأعين وقرون Chaetosoma الاستشعار

Chaetotaxy تنظيم وتسمية الأشواك أو الشعيرات الموجودة على الهيكل الخارجى

Cheliform شكلها يشبه ماسك أو كلابة

Chemical sense أعضاء الحس الكيميائية

Chemoreception	الاستقبال الكيميائى
Chordotonal S. O	أعضاء حس وترية
Chorion	الغلاف الخارجى فى البيضة الحشرية
Chrysalid	الطور العذرى العارى للفراشة
Cibarium	التجويف الفمى بين البلعوم والمرىء
Circumvirsion	فى ذكر ثنائية الأجنحة ، دورة مقدارها ٣٦٠° لأعضاء التناسل الخارجية حول محورها الطولى
Clavate	يتضخم تدريجياً فى اتجاه القمة ليشكل صولجاناً
Clavus	فى نصفية الأجنحة ، الجزء الخلفى البيضاوى أو المثلثى من الجناح الخلفى
Cleavage	التفلج أو الانشطار
Cleogenal suture	حز يفصل بين الدرقة والخد
Cleptoparsite	نوع يستعمل عش ومؤن نوع آخر ، كما فى النحل المتطفل السارق
Cloaca	غرفة عامة يصب منها كل من الشرج والفتحة التناسلية (المجمع)
Closer muscle	عضلة غالقة
Clypeus	المنطقة الأمامية من الرأس التى تتصل بها الشفة العليا
Coagnolation	التجلط
Coarctate pupa	عذراء محبوسة داخل الجليد المتصلب للعمر اليرقى الأخير ، كما فى بعض الحشرات ثنائية الأجنحة
Cocoon	كيس مصنوع من الحرير كلياً أو جزئياً ، يتم داخلة التعذير « شرنقة »
Codlingmoth	دورة ثمار التفاح
Coiled labyrinth	تيه ملتف
Collaterals	زيعات عصبية
Collophore	فى كوللمبولا ، بروز بطنى ضخم من الأسترته البطنية الأولى
Commensal	أحد الأحياء المشتركين فى عشرة واحدة
Commensalism	ارتباط نُوعيه ببعضهما ، دون أن يضر أحدهما الآخر ، مع استفادة أحدهما على الأقل
Common ovidnct	القناة الوسطى غير المزدوجة التى يمر فيها البيض
Conditioning	التكيف
Confluent	يلتقيان ببعضهما ، يندمجان
Convergent synopse	الشبك المجتمع
Copulation song	صوت التزاوج
Corbiculum	فى النحل ، شعر متفرع شبيه بالسلة على الساق الخلفى من أجل حمل حبوب اللقاح
Coriaceous	سميك ، خشن وريشى
Corium	(المتقرن) متجانسة الأجنحة ، جزء قاعدى طويل من الجناح الأمامى ، يكون مغلظ عادة ، جلدى
Cornified	صفيحة عريضة قوية

Corporus cardiacum	الغدة الفؤادية
Cosmopolitan	يوجد فى أغلب أنحاء العالم
Courtship	الغزل
Coxa	العقلة القاعدية من الرجل (الحرقفة)
Cremaster	فى حرشفية الأجنحة ، الخطاطيف الطرفية التى تعلق بها العذراء نفسها
Crepuscular	تنشط عند الفجر
Crochet	فى حرشفية الأجنحة ، الأشواك المقوسة أو الخطاطيف الموجوده على الأرجل الأولية لليرقات
Crypsis	الاختباء ، التخفى (Cryptic متخفية)
Crypt	حويصلة
Cryptic coloration	التلون التنكرى ، التنكر
Cryptonephridia	كلية حوصلية
Cryptonephry	الارتباط الوثيق بين قنيات ملبيجي بالمعى الخلفى ، وهو تحور يهدف إلى تقليل فقد الماء
	(جمعها Ctenidia) فى حالة الأجنحة (البراغيث) وبعض المتطفلات الخارجية ، مشط
Ctenidium	من أشواك قصيرة مفلطحة (ctenidia)
Cubital vein	العرق العضلى
Cucujiform	جسمها مسطح لأقصى درجة ، مع اتجاه الأرجل للجانبين ، ويستعمل هذا الاصطلاح لليرقات
Cuneus	فى متجانسة الأجنحة ، منطقة صغيرة مثلثة الشكل من المتقرن محددة بشق وتدى
Cuprophilic cells	خلايا محبة للنحاس توجد بالمعى الأوسط
Cursorial	مهيأة للجرى
Cuticle	الطبقة الخارجية اللاخلوية من جدار الجسم
Cuticular process	نتوء جليدى
Cuticulin	جليدين
Cyelical parthenogensis	توالد بكرى يحدث بين جيل وآخر ، كما فى سينيبيدات
Cyelomorphosis	تغير موسمى فى مظهر الجسم ، كما فى افيبيديدى وسنيبيدى وغيرها من الحشرات

D

Decomposer	أحد الأحياء الذى يلتهم المواد العضوية الميتة
Decticous	لها القدرة على تحريك الفكوك العلوية ، ويستعمل الاصطلاح لطور العذراء
	شبه تطفل يظل فيه بيض شبه المتطفل فى حالة سكون داخل طور من أطوار العائل فى سن مبكر ، فإذا اقترب
Delayed parasitoidism	العائل من تمام نضجه ينمو شبه المتطفل سريعا
Denocytes	خلايا نبيذية
Dentocerebrum	المخ الأوسط

Denticle	تراكيب شبيهة بسن أو أسنان صغيرة
Dentocerebrum	المخ الأوسط
Despersal of hormones	انتشار الهرمونات
Deutocerebrum	جزء من المخ يغذى قرون الاستشعار (المخ الثانى)
Development	التطور
Diapause	السكون الفسيولوجى
Diaphragm	حجاب حاجز
Digestion	هضم (تحليل المادة الغذائية إلى مكونات سهلة الامتصاص)
Diet	طعام
Digitate	إصبعا الشكل
Dimorphic	يحدث فى مظهرين واضحين
Diostaris	مرحلة التمود
Diploid	مزدوج ، مكتمل الصبغيات الأمية والأبوية
Directtflight muscles	عضلات ظهرية جانبية ترتبط بالصلبيات الموجودة عند قواعد الجناح
Discal cell	خلية متضخمة غالباً ، توجد فى الجزء المركزى من الجناح
Disruptive colouration	نموذج للتلون يهدف إلى تنكير حدود الجسم الخارجية
Ditrysian	فى حرشفة الأجنحة ، يدل على وجود فتحات جنسية مستقلة للتزاوج وآلة وضع البيض
Diurnal	نشطة أثناء النهار
Donnan equilibrium	معادل دونان
Dorsal Commissure	وصلة ظهرية
Dorsal diaphragm	حاجز ظهرى
Dorsal longitudinal trunk	جذع طولى ظهرى
Dorsal orifice	فتحة ظهرية
Ductus seminalis	فى إناث حرشفية الأجنحة ، الأنبوبة التى ترتبط بين كيس السفاد وقناة المبيض المشتركة

E

Ecdysial line	خط ضعيف التكوين فى الجليد ينشق الجليد من خلاله أثناء الانسلاخ
Ecdysis	انسلاخ خارجى
Eclosion	عملية الفقس أو الخروج من البيضة
Ecdysial line	طفيل يعيش خارجيا على جسم عائله
Ectoparasitoid	شبه طفيل يعيش خارجيا على جسم عائله
Efficiency of food utilization	كفاءة الاستفادة من الطعام

Ejaculatory duct	القناة القاذفة فى الجهاز التناسلى الذكرى
Electrolytes	التحليل الكهربى
Electroretinogram	التسجيل الكهربائى للشبكية
Elytriform	له شكل الغمد
Elytron	جناح أمامى جلدى الحافة ، خصوصا فى غمدية الأجنحة
Emarginate	محزز أو مسنن
Embryology	علم الجنين
Empodium	تركيب يشبه الشوكة أو يشبه الوسادة يوجد بين المخالب ، خصوصا فى ثنائية الأجنحة
Endemic	عام فى منطقة جغرافية معينة
Endochorion	طبقة القشرة الداخلية للكوريون المغلف لبيضة الحشرة
Endocrine organs	الغدد الصماء
Endocuticle	الطبقة الداخلية غير المتصلبة من الجليد الخارجى
Endoparasite	طفيل يعيش داخل العائل
Endoparasitoid	شبه طفيل يعيش داخل العائل
Endopterygote	تنمو أجنحتها من العمق ، عضو فى داخلية الأجنحة
Endoskeleton	الجزء الداخل من الهيكل
Energy (for contration)	الطاقة (اللازمة للانقباض)
Entognathous	لها فكان علويان وفكان سفليان تسحب إلى داخل جيوب فى الرأس (داخلية الفكوك)
Epicranium	فوق جمجمى
Epicuticle	الطبقة الخارجية السطحية من الجليد
Epidermis	طبقة مكونة من صف واحد من الخلايا توجد أسفل جدار الجسم
Epipharynx	السطح الداخلى الشبيه بالفص من الشفة العليا
Epiphysis	فى بعض حرشفيات الأجنحة ، زائدة متمفصلة على الساق الأمامى
Epipleurite	الصفحة القاعدية والصفحة العلوية من الصلبيات الجانبية
Epiproct	الصفيحة الظهرية للحلقة البطنية الحادية عشرة
Episternum	القسم الأمامى من البلورا الصدرية
Eruciform	يسروعية الشكل
Eucephalic	فى ثنائية الأجنحة ، تدل على وجود محفظة رأس واضحة
Exarate pupe	عذراء تكون فيها الأطراف محررة من الجسم كما فى غمدية الأجنحة
Excretion	الإخراج ، طريقة التخلص من المواد النيتروجينية اللابروتينية
Excurrent ostia	فتحات جانبية بطنية (فتحات فؤادية)
Exochorion	طبقة القشرة الخارجية للكوريون المغلف لبيضة الحشرة

Exocuticle الطبقة الخارجية المتصلبة من الجليد الخارجي
Exopterygota تنمو أجنحتها خارجيا ، عضو فى خارجية الأجنحة
Extensor tibialis العضلة الباسطة القصبية
Exuvia جلود انسلاخ العذارى أو اليرقات فى وقت التحول

F

Facultative لها القدرة على المعيشة تحت أكثر من ظرف معين
Fat body جسم دهنى
Feed اغتذاء
Fertilization الإخصاب ، أى اندماج محتويات حيوان منوى مع محتويات بويضة
Filiform خيطى الشكل ، أسطوانى ذو قطر واحد تقريبا
Filter chamber فى متجانسة الأجنحة ، غرفة الترشيح بين المعى الأمامى وبداية المعى الخلفى
Filter feeding الاغتذاء على جزيئات صغيرة تحتجز من الماء
Flabellate مروحية الشكل ، ذات زوائد رقيقة تشبه الصفائح توجد مسطحة بعضها عكس بعض
Flagellum الجزء من قرن الاستشعار الذى يلى العزق (الجزء الطرفى)
Foliate ورقى الشكل
Food storage تخزين الطعام
Foramen magum الفتحة الخلفية للجمجمة
Forcipate يحمل زوائد ملقطية الشكل
Forcipiform ملقطى الشكل
Fore gut المعى الأمامى (الجزء الأمامى من القناة الهضمية)
Form perception تمييز الشكل
Fossorial مهيأ للحفر
Frenate يحمل مشبك شوكى
Frenulum فى حرشفية الأجنحة ، الزائدة الشبيهة بالشوكة التى تخرج من قاعدة الجناح الخلفى وتمتد أسفل الجناح الأمامى ، وتعمل على ترابط الأجنحة أثناء الطيران
Frons الجزء الأمامى من الجمجمة أسفل الهامة وفوق الدرقة
Frontal ganglion العقد الجبهية
Frontoclypeal suture حز مستعرض يفصل بين الجبهة والدرقة ، ويعرف أيضا باسم epistomal suture
Frontogenal suture حز يفصل بين الجبهة والخد

Fungivorous — غتذى على الفطريات

Furca — ائدة إسترنية داخلية متفرعة فى كوللمبولا زائدة من الحلقة البطنية السادسة تستخدم فى القفز

Furcula — ائدة متفرعة

Fusiform — غزلى الشكل ، يبرز من كلا الجانبين

G

Galea — فص الخارجى من الفك السفلى

Gall — و نباتى شاذ ، ينشأ عن تنبيه خارجى ، غالبا من الحشرات

Ganglim — نقد عصبية

Ganglion cells — نلايا عقدية

Gaster — ، غشائية الأجنحة ، الجزء الأقصى (البعيد) من البطن ، عادة ما يكون كرويا

Gena — لخد أو الجزء الخلفى من الرأس الذى يوجد بجوار وأسفل العين

Generator potential — ولد الجهد

Genital segment — لحلقتان البطنيتان ٨ ، ٩ .

Genitalia — أعضاء التناسلية الخارجية

Geometrids noctuids — فراشات الليلية

Gland — لدة (عضو مفرز لمركبات كيماوية داخل الحشرة)

Glial cells — نلايا الغراء العصبى

Glial elements — ركبات غرائية

Glossa — حد الفصين الداخليين للشفة السفلى

Gonopore — فتحة الخارجية للقناة القاذفة (فى الذكور) أو قناة المبيض (فى الإناث)

Gonostylus — عقلة الطرفية من القطعتين الجانبيتين اللتان تكونان غلاف القضيب

Gradate veins — لسلة من العروق المستعرضة العابرة ، كل منها يوجد قبل أو بعد الآخر

Granular haemocytes — نلايا دم محببة

Growth — و (الزيادة فى وزن وحجم الحشرة)

Gula — نطقة الوسطى السفلية المتصلبة الموجودة بالجزء الخلفى للجمجمة فى بعض الحشرات

Gular sutures — لدروز المزدوجة التى تشكل الحدود الجانبية للبلعوم

Habituation — ترويض « التعويد »

Haemopoietic organ — عضو المخلق لخلايا الدم

H

Haltere	الأجنحة الخلفية المختزلة الشبيهة بالدبوس فى ثنائية الأجنحة
Hatch	فقس (خروج طور غير كامل من البيضة)
Hamate	ترابط الأجنحة بواسطة المشبك الخطاف
	(hamulus) فى غشائية الأجنحة ، الشعر الخطاف الشكل الموجود على الحافة القائدة للجناح
Hamuli	الخلفى التى تشتبك بأسفل الطية الخلفية من الجناح الأمامى
Haploid	ذات صبغيات فردية (أمية) كاملة
Hemelytron	فى نصفية الأجنحة ، الجزء الأمامى الجلدى للجناح الأمامى
	فى ثنائية الأجنحة ، الحالة التى يتكون فيها محفظة الرأس المختزلة وسطا
Hemicephalic	بين الرأس الحقيقية وغير الحقيقية
Hemimetabolous	النمو عن طريق التحول التدريجى أو غير الكامل ، كما فى مستقيمة الأجنحة
Hemocoel	تجويف الجسم فى الحشرات وغيرها من المفصليات
Hemolymph	السائل الذى يملأ تجويف الجسم
Herbivorous	تغتذى على النباتات الحية نباتية الاغتذاء
Heteroneurous	لها أجنحة أمامية وخلفية التعريق
hexapoda	تلك المفصليات التى لها ثلاثة أنواع أزواج من الأرجل
Hexapodpus	لها ثلاثة أزواج من الأرجل
Hind gut	المعى الخلفى (الجزء الخلفى من القناة الهضمية)
Hinge	مفصلة
Holoblastic cleavage	نموذج من انشطار الخلية الجينية التى تنقسم فيها البيضة بأكملها من خلايا
Holometabotous	تنمو عن طريق التحول الكامل
Honey comb border	حافة شبيهة بقرص العسل
Hormone	مادة تفرز فى جزء من الجسم وتمارس تأثيرها فى جزء آخر منه
Humeral plate	صفيحة فى الجزء الكتفى من الجناح
Humeral region	القاعدة الأمامية من الجناح
Humeral suture	فى النمل الأبيض ، خط ضعيف تتقصف عنده الأجنحة بعد طيران الزفاف
Humeral veins	فى حرشفية الأجنحة ، العروق التى تقوى الجزء القاعدى من الحافة القائدة للجناح الخلفى
	(جمعها humeri) الكتف فى ثنائية الأجنحة ، الزوايا الأمامية للصدر الأوسط ، فى
Humerus	غمدية الأجنحة الزوايا الخارجية للغمد
Hyaline	شفاف . زجاجى
Hydrofuge	طارد للماء غير قابل للابتلال
Hypermetamorphosis	نموذج من النمو الذى فيه تمر الحشرة بأكثر من عمر يرقى منفرد واضح (فرط التحول)

Hyperparasitoidism	الحالة التى يغتذى فيها شبه الطفيل على شبه طفيل آخر شبه تطفل مفرط
Hypocerebral g.	عقدة تحت المخ
Hypognathous	لها أجزء فم تتجه إلى أسفل
Hypomeron	فى غمدية الأجنحة ، الجزء من الصفيحة الظهرية للصدر الأمامى التى تلتوى أسفل الحافة الجانبية
Hypopbarynx	تركيب يشبه اللسان يوجد فى التجويف القبل فمى الموجود بين أجزاء الفم
Hypostoma	جزء من تحد الخد محدد بواسطة الدرز تحت الفمى
Hypostomal bridge	الجزء الأوسط الذى تتحدد فيه المناطق التحت فمية خلف أجزاء الفم
Hypostomal suture	جزء من الدرز تحت الخدى إلى الخلف من الفكوك العلوية

I

Imaginal disc	قرص حيوى
Incurrent ostia	فتحات أذينية
Inflexion of cuticle	ثنية جليدية
Ingestion	تناول الطعام
Indire fertilization	انتقال الحيوانات المنوية عن طريق حوامل الحيوانات المنوية التى توضع فوق أسطح البيئة ، حيث تلتقطها الأنثى كما فى كوللمبولا
Indirect Flight muscles	عضلات ترجية إسترنية وطولية إسترنية توجد فى الصدر الجناحى
Innervation	التغذية العصبية (إمداد عضو بالأعصاب)
Inquilinism	عادة المعيشة كضيف فى عش أو مأوى كائن آخر
Insemination	التلقيح
Instar	عمر من أعمار طور معين لحشرة يوجد بين انسلاخين
Integument	جدار جسم الحشرة وهو يتكون من الجليد وخلايا البشرة
Intercoxal process	فى غمدية الأجنحة زائدة من الحلقة البطنية القاعدية تمتد بين الحرقفتين الخلفيتين
Invagination	أغوار
Isolating mechanism	الفروق فى التوزيع الجغرافى ، والحالة الطقسية والسلوك أو التركيب الوراثى التى تحول بين تزاوج العشائر

J

Johnston's organ	عضو حسى على عزق قرن الاستشعار
jugal fold	الطية الخلفية القاعدية الموجودة بين المناطق الوجنية والخلفية للجناح

Jugal lobe	الجزء الخلفى القاعدى من الجناح ، الحدد بالطية الوجنية
Jugate	فى حرشفية الأجنحة والترايكوبترا ، ذات أجنحة تترابط بواسطة آلة الشبك الإصبعية
Jugum	فى بعض حرشفيات الأجنحة وفى الترايكوبترا ، فص قاعدى من الجناح الأمامى يتخاضنن مع الجناح الخلفى ، ويعمل على ترابط الأجنحة أثناء الطيران

K

Kairomone	مادة يجرى تبادلها فى الاتصالات الكيماوية بين أفراد المختلفة يستفيد منه مستقبل هذه المادة
Keel	حافة حادة الارتفاع
Kineses	الحركة التنبيهية

L

labellum	فى ثنائية الأجنحة الطرف اللحمى من الشفة السفلى
Labrum	الشفة العليا التى تتصل بالدرقة
Lcinia	الفص الأوسط للفك السفلى
Lacuna	فجوة
Lamellate	شريطية الشكل أو ورقية الشكل ، أو تتكون من شرائط رقيقة
Lamína ganglionaris	الطبقة العضوية ـــ (العقدة العصبية الصفائحية)
Lanceolate	رمحية الشكل ، تستدق عند نهايتها الحادة
Larva	الطور غير الناضج من الحشرات الكاملة التحول ، الذى يسبق طور العذارء
Larviform	يشبه اليرقة
Latent learning	التعليم الخفى
Lateral longitudinal trunk	جذع طولى جانبى
Laterotergite	صلبية جانبية على الظهر ، أوضح من الترجة الوسطى الرئيسية
Ligament	رباط
Lipopilic cells	خلايا محبة للدهن توجد فى المعى الأوسط
Locomotion	التحرك
Lumen of tube	مجرى الأنبوبة
Luminescence	التلألؤ (انبعاث الضوء)

M

Macrolecithal بيضة ذات كتلة كبيرة من المخ

Macrotrichia فى ثنائية الأجنحة ، الشعر الكبير الموجود على الأجنحة

Mala الفص الوحيد من الفك السفلى فى بعض يرقات داخلية الأجنحة

Malpighian tubules الأجهزة البولية للحشرات ، طويلة أسطوانية ، ذوات نهايات أعورية (مقفلة) تصب فى المعى الخلفى

Mandibulate بها فكوك علوية صالحة للعض أو المضغ

Marginal cell فى ثنائية الأجنحة وغشائية الأجنحة ، خلية تحف بالحواف الأمامية القصوى للجناح أعلى البقع الجناحية

Marginal vien فى غشائية الأجنحة العرق الذى يحدد الخلية الحافية من الخلف ، أى عرق يوجد بالقرب من حافة الجناح

Mass provisioning فى النحل الانفرادى والزنابير ، مخزون من الطعام يكفى للنمو اليرق ، يخزن قبل وضع البيض

mechanoreceptors أعضاء حس ميكانيكية

Meconium فضلات إخراجية من بقايا الطور اليرق يقذف بها بعد فترة وجيزة من خروج الحشرة اليافعة فى بعض الحشرات

Median caudal filament زائدة طويلة من الفرقشرجى (الخيط الذنبى الوسطى)

Median plates زوج من الصفائح عند قاعدة الجناح بالقرب من العرقين الأوسط والزندى

Medulla externa كتلة نخاعية خارجية

Medulla interna كتلة نخاعية داخلية

Membrane أى جزء غير مقبت ولا متصلب من جدار الجسم ، الجزء من الجناح الموجود بين العروق(غشاء)

Membrane potential فرق الجهد الكهربى الناتج على جهتى غشاء الليفة العصبية فى عدم وجود تنبيه عصبى (الجهد الغشائى) ويسمى أ Resting وقيمته بالسالب

Menotaxis التحرك القمرى

Mentum الصلبية البعيدة من بعد الذقن

Meroblastic cleavage النموذج الظاهرى من انقسام الخلية الجنيني ، والذى ينقسم فيه نواة وسيتوبلازم البيضة فقط

Meron فى ثنائية الأجنحة الجزء الجانبى القاعدى من الحرقفة ، الذى يندغم فى الصدر

Meropleuron الجزء القاعدى الجانبي للحرقفة الذى يتحد مع الجزء الجانبى من فوق البلورا

Mes (O) مقدم اصطلاح يدل على الوسط أو العدد الأوسط من سلسلة أعداد

Mesocuticle جليد أوسط

Mesothorax الحلقة الثانية أو الوسطى من الصدر

Meta	مقدم اصطلاح يدل على الجزء الخلفى من تركيب أو العدد الخلفى من سلسلة أعداد
Metabolism	الأيض (التمثيل الغذائى)
Metamorphosis	تغير مظهر الجسم الذى منه تمر الحشرات أو الأحياء فى نموها نحو الطور اليافع
Metapneustic	خلفى الثغور
Metathorsx	الحلقة الأخيرة من الصدر
Micravilli	الخملات الدقيقة وتوجد فى المعى الأوسط
Microlecithal	احتواء بيضة على كمية قليلة من المح ، كما فى كوللمبولا
Microtrichia	الشعر الدقيق فى أجنحة ثنائية الأجنحة وبعض الحشرات الأخرى
Mid gut	المعى الأوسط (الجزء الأوسط من القناة الهضمية)
Mimicry	تشبه كائن ما بكائن آخر ، بعيد القرابة به
Mitochondria	الأجسام التسبحية (تحتوى على إنزيمات الأكسدة
Model	فى محاكاة باتسيان ، الكائن الكريه الطعم الذى يحاكيه الآخرون
Modifications	تحورات (كما فى أجزاء الفم أو الأرجل أو الأجنحة ... الخ)
Molarlobe, mola	الجزء القاعدى من الفك العلوى ، الذى يتحور عادة كسطح طاحن
Monliform	يتركب من عقل سبحية الشكل
Monophyletic	نشأ من مظهر سلفى واحد
Monopolar	وحيدة القطب
Monocondylic	أحادية الارتفاق أو التمفصل
Motor fibers	ألياف محركة
Mouthhooks	يدل على الحالة التى يصب فيها الجهاز التناسلى فى فتحة واحدة داخل المجمع
Moult	الانسلاخ تخلص الحشرة من جليدها القديم وتكوين جليد جديد
Moulting	انسلاخ
Mouthooks	فى ثنائية الأجنحة السيكلورهافية ، التركيب الثانوى الشبيه بالفكوك العلوية الذى يوجد على جانبى الدهليز
Movable lever	رافعة متحركة
Movement	الحركة (حركة جسم أو رجل أو جناح)
Movement perception	تمييز الحركة
Mullerian mimicry	المحاكاة المالوريانية ، وهى محاكاة تشترك فيها عدة أحياء كريهة الطعم فى تشابه متبادل
Mult	العملية المكتملة لنزع الجليد القديم
Multinucleate cells	خلايا متعددة الأنوية
Muscle	عضلة
Muscle fibre	ليفة عضلية

Muscle membrane	غشاء عضلى
Muscle tonus	التوتر العضلى
Muscular diaphragm	حاجز عضلى
Myrmecophile	كائن حى يعيش مع النمل ، إما كمفترس أو معاشر

N

Naiad	فى الحشرات الناقصة التحول ، أى حورية مائية
Nauste	فى النمل الأبيض ، نموذج من الجند تفتح غدة الجبهة فيه فى قرن متوسط
Nauplioid larve	فى غشائية الأجنحة المتطفلة ، العمر اليرقى الأول الذى يشبه يرقة النوبوليوس فى القشريات
Necrosis	تحلل
Nectariferous	تغتذى على الرحقيق
Negative phototaxis	سالب الاستجابة للضوء
Neoptera	تلك الحشرات التى تمتاز بميكانيكية طيران تشبه تلك الموجودة فى الحشرات الحديثة
Neopterous	لها ميكانيكية طيران تشمل تعضيل غير مباشر مع القدرة على الأجنحة فوق الظهر عند الراحة
Neoteny	تصل إلى نضجها الجنى فى أثناء الطور اليرقى (neotenic)
Nephrocytes	خلايا كلوية
Nerve cell	خلية عصبية
Nerve cord	حبل عصبى
Nerve impulse	نبض عصبى
Neurallamella	الغلاف العصبى
Neuron	العصيون
Neuropile	المادة العصبية النخاعية
Neurosecretory axons	محاور عصبية مفرزة
Neurosecretory cells of brain	خلايا المخ العصبية المفرزة
Niche	الوضع البيئى لكائن ما ، مثل مفترس مائى فى المجارى الصغيرة
Nocturnal	تنشط ليلا
Node, Nodus	فى غشائية الأجنحة ، الحلقة العقدية الشكل الموجودة عند قاعدة البطن ، وفى الرعاشات ، عرق عابر يوجد بالقرب من الحافة الضلعية
Notal wing process	الزوائد الأمامية والخلفية فى الصفائح الظهرية الجناحية ، حيث تتمفصل الأجنحة

Notum ترجة ، الجزء الظهرى من حلقة صدرية

Nuptial flight فى النمل الأبيض وغشائية الأجنحة ، طيران الانتشار للمظاهر الجنسية ، طيران التزاوج

Nutrition التغذية

Nygma (جمعها Nygmata) عضو إحساس صغير ، يوجد أحيانا فى الجزء الشعاعى أو الجزء الأوسط من الغشاء الجناحى كما فى سبكية الأجنحة

Nymph حشرة غير ناضجة من الحشرات ناقصة التطور ، أو ذات التطور التدريجى

O

Oblongum فى غمدية الأجنحة ، خلية معلقة فى الجزء الأوسط من الجناح

Obtect فى العذارى ، لها زوائد ملتصقة جانبيا بجدار الجسم

Occipital suture درز مستدير يوجد على الجزء الخلفى من جمجمة الحشرة ، وينتهى عند مكان اتصال الفكين العلويين

Occiput الجزء الخلفى من محفظة الرأس ، وهو بواسطة الدرز المؤخرى الأمامى ، والدرز بعد المؤخرى الخلفى

Ocellar traingle فى ثنائية الأجنحة ، المنطقة المحددة بثلاثة أعين بسيطة (عوينات)

Ocellus (جمعها Ocelli) العيون البسيطة فى الحشرة اليافعة

Olfactory receptors المستقبلات الشمسية

Oligolectic فى غشائية الأجنحة ، وخصوصا النحل ، تزور أنواعا معينة من النباتات لجمع حبوب اللقاح أو الرحيق

Oligopneustic قليل الثغور

Ommatidium وحدة فردية من وحدات العين المركبة (وحدة بصرية)

Ommnivorous لها اختيارات غذائية متباينة ، وتشمل مواد نباتية وحيوانية

Oocyte بويضة

Ootheca غطاء واق لكتلة من البيض

Operculum غشاء حرشفى

Opisthognzthous لها أجزاء فم متجهة خلفيا جانبيا

Optic lobe الفص البصرى

Optomotor الحركة البصرية

Optomotor reaction التفاعل الحركى البصرى

Organ عضو

Oral vibrissae فى ثنائية الأجنحة ، زوج من الأشواك القوية يمتد على الجانبين بالقرب من المنطقة القمية

Osmeterium (جمعها osmeterla) تركيب لحمى غدى قد ينشأ فى أجسام بعض اليساريع يخرج منه إفراز ذو رائحة دفاعية

Osmotic pressure	الضغط الإسموزى
Ostia	فتحة جانبية
Ovariole	أنبوبة مبيضية
Ovary	مبيض
Oviduct	واحدة من زوج الأنابيب (عادة) التى يمر فيها البيض من المبايض إلى المهبل (قناة المبيض)
Oviposition	وضع البيض (عملية خروج البيض من جسم الأنثى)
Ovipositor	آلة وضع البيض (فى نهاية بطن الأنثى)
Ovoviiparous	ينتج نسلا حيا ، وذلك بالاحتفاظ بالبيض حتى يفقس داخل جسم الأم

P

Paleopterous	لها ميكانيكية طيران تشمل تفصيلا مباشرا وتنقصها القدرة على طى الأجنحة فوق الظهر عند الراحة
Palpifer	نتوء يتصل به ملمس الفك السفلى
Palpiger	نتوء يتصل به ملمس الشفة السفلى
Palpilla	بروز صغير لحمى يشبه الحلمة
Palpilliform	شبيه بالحلمة ، حلمى الشكل
Paraglossa	(جمعها Parglosse) زوج من الفصوص الجانبية للشفة ، تتصل بالخوذة (الجاليا)
Paramere	زوج من زوائد التزاوج فى الذكر
Parapoct	صفيحة جانبية للحلقة البطنية الحادية عشرة
Parasitic castration	هو تأثير الطفيل الداخلى على الصفات المورفولوجية وتحولها إلى الجنس المضاد
Pars intercerebralis	العُمُد البين مخية
Parthenogenesis	التكاثر دون إخصاب (البكرى)
Patagium	(جمعها Patagia) إحدى الفصوص الصغيرة التى تستند إليها الأجنحة الأمامية
Pecten	مشط ، فى غشائية الأجنحة ، الشعر الذى يحف بالأجزاء القاعدية من الفكوك السفلية والشفة السفلى وفى حرشفية الأجنحة ، صف من الشعر يوجد فوق أصل قرون الاستشعار
Pectinate	مشطى الشكل
Pedicel	العقلة الثانية من قرن الاستشعار ، فى غشائية الأجنحة ، حلقة قاعدية أو اثنتين من حلقات البطن
Penis	عضو الإيلاج فى الذكر
Penultimate	التالى للأخير
Pericardial sinus	تجويف حول القلب
Perifaryon	جسم الخلية العصبية
Perikaryon	الخلية العصبية

Perinephric membrane غشاء حولكلوى
Perineurium غلاف الحزمة العصبية
Peripneustic محيطى الثغور
Periproct الجزء غير المتحلقن من الجسم المحيط بفتحة الشرج
Peritrophic membrane الغشاء حول غذائى الموجود بالمعى الأوسط فى بعض الحشرات
Perivisceral sinus تجويف حول الأمعاء
Petionlate عضوى
Petiole فى غشائية الأجنحة الحلقة البطنية القاعدية الأسطوانية
Phagocytic organs الأعضاء الابتلاعية
Pharate يدل على الطور من أطوار النمو المحبوس داخل جليد العمر السابق ، خصوصا اليوافع المحبوسة داخل الجليد العذرى
Pharate instar الطور المستور
Pheromone مادة تفرز خارجيا ، تفيد فى الاتصال بين أفراد نفس النوع
Phoresy علاقة داخلية يتم عن طريقها نقل كائن حى بواسطة كائن آخر
Pharagma (جمعها Pharagmata) شبه صفيحة مستعرضة غائرة من الهيكل ، تزيد عادة من المساحة المتاحة لارتباط العضلات
Photokinesis توجيه ضوئى
Physical gills خياشم طبيعية
Physogastry ذات بطن منتفخة (Physogastric)
Phytophagous تغتذى على النباتات
Planidum فى غشائية الأجنحة ، نموذج من اليرقات الأولية ذات الجسم المتصلب المتداخل ، وأعضاء للحركة شوكية الشكل
Plasmato cytes كرات دم بلازمية
Plastron عضو للتنفس يتميز بجليد خاص غير قابل للبلل ، يحتفظ بطبقة من الهواء ، يتم من خلالها تبادل الغازات
Plastron rispiration تنفس درعى
Plate organ العضو الصفائحى
Pleural apophysis غور فى الحافة البلورية
Pleural coxal procedd زائدة سفلية من البلورا تتمفصل فيها الحرقفة
Pleural ridage حافة داخلية تعلم على تقوية البلورا
Pleural suture الدرز الذى يمر بين الحرقفة وزائدة الجناح البلورية ، ويفصل فوق الإسترنة عن المنطقة الجانبية القاعدية من الحرقفة
Pleural wing process زائدة ظهرية من البلورا يتمفصل فيها الجناح

Pleuron	جزء جانبى من الحلقة صفائحى الشكل ، يشمل فوق الإسترنة وفوق الميرون
Pleurosternal suture	درز يوجد بين البلورا والإسترنة
Plumose	ريشى ، مثل الريشة
Poison gland	غدة السم (انظر acid gland)
Polyembryony	إنتاج أكثر من جنين من بيضة واحدة
Polygamous	التلقيح أكثر من مرة واحدة ، ويشير إلى الذكور التى تتلاقح فى أكثر من أنثى
Polyectic	فى غشائية الأجنحة وخصوصا النحل ، التى تزور مدى واسعا من النباتات من أجل اللقاح والرحيق
Polymorphism	لها أكثر من مظهر واحد للجسم
Polyphagous	لها القدرة على الاغتذاء على مدى عريض من النباتات
Polypheletic	نشأت من أكثر من سلسلة تطورية
Polypneustic	عديد الثغور
Pore canal	قناة مسامية
Porrect	تمتد أفقيا إلى الأمام
Postabdomen	فى ثنائية الأجنحة ، الحلقات البطنية الخلفية المتحورة ، وتشمل أعضاء التناسل الخارجية ، انظر Preadbomen
Psitive phototaxis	موجب الاستجابة للضوء
Postclypeus	منطقة الدرقة الجبهية المتضخمة فى الحشرات الماصة
Postgena	الجزء السفلى من الجزء المؤخرى
Postgenal bridge	الالتحام الأوسط لمنطقة ما قبل الخد خلف أجزاء الفم
Postgenal bridge	الحلقات البطنية التى تلى التاسعة
Postmentim	الجزء القاعدى من الشفة السفلى ، المجاورة للدرز الشفوى
Postnotum	صلبية بين حلقية ظهرية ترتبط بترجة الحلقة السابقة
Postoccipital suture	حز يحف بالثقب العظمى ، ويرتد للخلف بين الحفر الخلفية الخيمية
Postphragma	جزء الجمجمة الذى يقع خلف الدرز المؤخرى
Postphragma	الوتد الخلفى للظهر الصدرى من الحلقة
Postscutellum	الصلبية الخلفية الظهرية من الحلقة ، وتقع إلى الخلف مباشرة من الدريع
Postvertical bristles	فى ثنائية الأجنحة ، زوج من الأشواك يخرج من خلف العين البسيطة الجانبية
Preabdomen	فى ثنائية الأجنحة ، الجزء الأمامى غير المتحور من البطن
Predaceous	يفترس كائن حى آخر عادة فى الحيوانات
Prehensile	مهيأة للقبض أو الإمساك
Pregenital segments	الحلقات البطنية من ١ إلى ٧
Prementum	صلبية من الشفة السفلى بعيدة عن الدرز الشفوى ، وتصل بها الملامس

Prephragma	الوتد الأمامى للظهر الصدرى من الحلقة
Prepupa	دور ساكن غير مغتذ ، تمر به الحشرة خلال عمرها اليرقى الأخير ، تمهيدا لدخولها فى طور العذراء
Prescutum	الجزء الأمامى من الدرع ، ويحدد عادة بواسطة درع
Prestomal teath	فى ثنائية الأجنحة ، زوائد متصلبة ساحجة توجد على الشفية حول الفتحة القمية
Primary reproductive	العقلة النهائية من الرجل ، وتشمل مخالب الرسغ والتراكيب الوسطى من الوسائد اللحمية الشعراء والوسائد أو الشوكة القدمية
Primary reproductive	فى النمل الأبيض ، الزوج الأصل الذى يؤسس مستعمرة
Pro	قبل أمام ، مقدم اصطلاح يدل على الجزء الأول من تركيب أو العدد الأول من سلسلة من الأعداد
Proboscis	تركيب فمى أسطوانى ممتد ، كما فى الكثير من ثنائية الأجنحة وحرشفية الأجنحة ونصفية الأجنحة
Procuticle	الجليد بدون الجليد السطحى
Prognathous	أجزاء الفم المتجهة إلى الأمام
Progressive provisioning	فى النحل الانفرادى والزنابير ، الخبرة فى الإمداد بغذاء اليرقات على طول فترة زمنية معينة
Prohaemo cytes	خلايا أولية
Propodeum	فى غشائية الأجنحة ، الحلقة البطنية الأولى المتداخلة مع الصدر الخلفى
Prostomium	الجزء غير المتحلقن من الجسم بجوار الفم
Prothoracic gland	غدة الصدر الأمامى
Protocephalon	جزء من الرأس البدائية ، يشمل القبلفم ، ومن واحدة إلى ثلاثة من الحلقات الحقيقية
Protocerebrum	جزء من المخ يغذى العيون المركبة والعيون البسيطة
Prothorax	الحلقة الأولى من الصدر
pseudopod, pseudopodium	زوائد لحمية غير معقلة توجد فى اليرقات كاملة التحول ، أقدام أولية
Pseudotracheae	فى ثنائية الأجنحة ، التجاويف الدقيقة الموجودة على الشفية والتى يمتص من خلالها الغذاء السائل
Pterostigma	تغليظ للحافة الضلعية من الجناح يوجد فى الكثير من الحشرات
Pterothorax	الجزء الأمامى من الصدر الحامل للجناح ، عادة ما يكون الصدر الأوسط والصدر الخلفى
Pterygota	الحشرات التى تحمل أجنحة بصفة رئيسية (أحيانا تفقدها بصفة ثانوية)
Ptilinum	المثانة الجبهية
Ptillinal suture	فى ثنائية الأجنحة ، تجويف هلالى يوجد مباشرة فوق المنطقة التى يخرج منها قرون الاستشعار
Ptilinum	فى ثنائية الأجنحة ، كيس غشائى يقلب من خلال الدرز الجبهى للحشرة اليافعة التى تريد الخروج من الجليد العذرى ، وذلك حتى تتمكن من فتح هذا الجليد
Pubescent	مغطى بشعر قصير غزير
Pulvillus	تراكيب مزدوجة شبيهة بالوسائد توجد أسفل مخالب الرسغ
Puparium	فى الحشرات كاملة التحول العمر غير المتحرك (عادة) الذى يحدث فيه التحول من اليرقة إلى العذراء
Puparium	فى ثنائية الأجنحة ، الكيس العذرى المكون من الجليد الشديد التصلب للعمر اليرقى الأخير

Q

Quadrate — مربع أو قريب من المربع
Queen — فى الحشرات الاجتماعية ، الأنثى الرئيسية المنتجة للنسل

R

Raptorial — مهيأ للقبض على الفريسة ، كما فى أرجل فرس النبى
Rate of heart beat — معدل نبض القلب
Receptor potential — جهد المستقبل
Rectum — الجزء الخلفى من المعى الخلفى أو المعى الغليظ
Regenerative cells — خلايا مجددة توجد فى كهوف المعى الأوسط
Relictual — يحتل مدى جغرافيا أو بيئيا أكثر تحديدا من سابقه
Remigium — المساحة الصلدة الأمامية من الجناح
Reproduction — التكاثر (التناسل)
Reproductive system — الجهاز التناسلى
Resolving power — تحليل الضوء
Resting Potential — فرق الجهد الكهربى الناتج على جهتى غشاء الليفة العصبية فى حالة عدم وجود تنبيه عصبى ، ويسمى جهد الراحة ، وقيمته بالسالب
Reticulate — مغطى بخطوط شبكية أو حواف شبكية
Retinaculum — فى كوللمبولا ، الزوائد غير المعلقة للحلقة البطنية الثالثة ، فى حرشفية الأجنحة الأفشوطة التى تدخل فيها آلة الشبك الشوكية
Retinula cells — خلايا الشبكية
Rhabdomere — قطعة عضوية
Rhaldomere — عصا بصرية
Rispiratory siphon — ممص تنفسى
Rostrum — امتداد طويل أنبوبى من الرأس ، يوجد فى نصفية الأجنحة وغمدية الأجنحة
Rudimentary — غير نام

S

Saccule	فص
Salivarium	تجويف يوجد بين اللسان والشفة السفلى تصب فيه القناة اللعابية
Saltotorial	مهيأ للقفز
Saprophagous	يتغذى على المواد العضوية المتحللة (saprophytic ، رمى)
Saw	منشار
Scarabaeiform	شكلها العام يشبه يرقات خنافس الجعال
Scherotisation	تصليب
Sclerotised band	حزام متصلب
Sclerotised pad	وسادة متصلبة
Scolopale	القضيب الحساس
Scolopale cell	خليها الوتر السمعى
Sclerite	صفيحة جليدية صلبة أو متصلبة ، أو أى مساحة متصلبة من الجليد محاطة بروز
Scopa	فى غشائية الأجنحة ، الجهاز الجامع لحبوب اللقاح الموجود على الأرجل الخلفية ، ويتركب من فرشاة الأشواك الصلبة
Scope	العقدة القاعدية لقرن الاستشعار
Scorper	المحك
Scutellum	الجزء الخلفى من ظهر الصدر الأمامى ، نصفية الأجنحة وغمدية الأجنحة ، الجزء الخلفى من الصدر الأوسط ، وهو مثلثى درعى الشكل
Seasonal polymorphism	تغير مظهر الجسم فى مواسم مختلفة ، كما فى المن وبعض متجانسة الأجنحة الأخرى
Secretory region	منطقة مفرزة
Segmentation	تعقيل (وجود الجسم على هيئة عقل أو حلقات)
Semdicondylic	يدل على الفكوك العلوية فى أركيوجناثا وذباب مايو ، حيث يكون التمفصل أو الارتقاء الظهرى الضعيف النمو مركب فى حفرة ضحلة جدا توجد فى الحافة الفمية لمحفظة الرأس
Sensilla	شعيرات حسية
Sensillium	فى البراغيث ، صفيحة حسية عند قمة البطن
Sensillum	(جمعها (sensolla) عضو حسى صغير ، واحد من الوحدات التى تشكل عضو إحساس مركب
Sensitivity	الحساسية
Serpentine mines	فى حرشفية الأجنحة وثنائية الأجنحة ، الأنفاق المتعرجة التى تنشأ عن اغتذاء اليرقة على أوراق أو أفرع النباتات
Serrate	منشارى الشكل ، ذو حواف مسننة ، كما فى قرن الاستشعار المنشارى

Setae	(جمعها Setae)شعرة أو شوكة
Setaceous	شعرية الشكل أو شوكية الشكل
Sexual isolation & aggregation	الفصل والتجمع الجنسى
Silk gland	غدة الحرير (غدة داخلية لإنتاج خيوط الحرير)
Social feeding	الإطعام الجماعى فى الحشرات الاجتماعية
Sodium pump	مضخة الصوديوم
Solitary	توجد منفردة أو مزدوجة ، ليست اجتماعية ، تستعمل خاصة فى الزنابير والنمل
Song centre	مركز الغناء
Sound production	إنتاج الصوت
Spermatheca	فى إناث الحشرات ، العضو الشبيه بالكيس الذى يستقبل ويخزن السائل المنوى من الذكر
Spermatid	أحد طلائع المنى (قبل النضج)
Spermatogenesis	عملية تكوين الحيوانات المنويه فى الذكر البالغ
Spermatophore	الكبسولة أو الغلاف الذى تفرز فيه ذكور بعض الأنواع الحيوانات المنوية
Spermatozaa	حيوانات منوية ناضجة (مذنَّبة)
Spherule	خلايا مستديرة
Spike potential	هو جهد عمل (انظر Actionpotential) ولكن أحادى الشكل (الجهد الشوكى)
Spine	نمو خارجى من الجليد عديد الخلايا أو شديد الصلابة
Spinnet	عضو ينتج منه الحرير أو غازلة
Spiracle	الفتحات التى يدخل منها الهواء إلى القصبات الهوائية
Spircula gills	خياشيم قصبية
Spittle insects	سيركوبيدى Cercopidae غير اليافعة ، وسميت هكذا بسبب الإفراز الرغوى الذى تعيش فيه هذه الحشرات
Spontaneous discharge	التفريغ الذاتى
Spur	نمو خارجى من الجليد غير خلوى ومتمفصل
Squam	فى بعض ثنائيات الأجنحة طية قشرية الشكل توجد على الحواف الخلفية القاعدية للجناح
Stadium	الفترات التى توجد بين الانسلاخات
Stellate	نجمية الشكل
Sternal apohysis	انخفاض فى الإسترنة الصدرية حيث ترتبط العضلات
Sternum	الجزء السفلى من حلقة جسم ، تتحدد عن البلورا بواسطة دروز (sternal)
Stidelatory apparatus	جهاز الصرير
Stigma	(جمعها stigmata) منطقة سميكة ملونة عادة توجد الحافة الضلعية لأجنحة الكثير من الحشرات
Sting	فى بعض غشائيات الأجنحة ، آلة وضع البيض المتحورة ، المهيأة لحقن السم

Stipes	إحدى الصلبيات القاعدية للفك السفلى
Stomatogastric nervous system	الجهاز العصبى الفمى المعدى (السمبثاوى)
Stommota	عين بسيطة جانبية
Stomodeum	الجزء الأمامى من القناة الغذائية ، المعى الأمامى
Stria	فى غمدية الأجنحة ، الخطوط الطولية الغائرة التى ترى عادة على الغمد ، أى خط طولى أو أخدود دقيق
Straite	مزركش بخطوط أو أخاديد متوازية دقيقة
Stridulation	إصدار أصوات عن طريق حك سطح ضد آخر (Stridulate يحدث صريرا Stridulatory صرار) .
Style	(قلم) أى عضو صغير دقيق إبرى الشكل أو حاد الحافة ، فى ثنائية الأجنحة ، الزائدة الظهرية الدقيقة الموجودة على العقلة الثالثة لقرن الاستشعار . فى المصطلحات ذوات الفم المخبأ ، وفى الحشرات غير المجنحة ، الزوائد البطنية الأثرية (Stlyus)
Stylet	قلم صغير ، فى نصفية الجناح ، الزوائد الخيطية التى تشكل أجزاء الفم الثاقب الماص
Styliform	لها شكل القلم أو القليم
Stylopization	التطفل بواسطة إستربسبترا
Sub	أقل قليلا من ، أو مساو تقريبا أو الأسفل تماماً
Subalare	فوق البلورا الخلفية
Subcortical	المنطقة الموجودة بين القلف والخشب والأشجار والشجيرات
Subfamily	قسم تصنيفى (تحت الفصيلة)
Subgena	الجمجمة أسفل الدرز تحت الوجنى
Subgena suture	حز موجود فوق قواعد أجزاء الفم ، يمر بين النقر الخيمية الأمامية والخلفية
Subgenital plate	صفيحة سفلية تغطى الثقب التناسلى ، كما فى الصراصير وبعض الحشرات الأخرى ، الإسترنة الثامنة فى الإناث عادة والتاسعة فى الذكور
Subimago	فى ذباب مايو ، العمر المجنح الذى يسبق اليافعة القادرة على التكاثر مباشرة
Submarginal cell	فى غشائية الأجنحة ، الخلية التى توجد خلف الخلية الضلعية مباشرة
Submarginal vein	فى غشائية الأجنحة خاصة ، عرق يوجد خلف حافة الجناح الضلعية مباشرة
Subthreshold	تحت الحد الحرج
Synapse	الشبك العصبى
Synaptic	فجوة الشبك العصبى
Synaptic vesicle	حوصلة الشبك العصبى

T

Tactile organs	أعضاء لمس



Taenidium	دعيمة
Tanning	دبغ
Taxes	حركة التوجيه
Tentoriun	هيكل خيمى
Terminal ostium	فتحة طرفية
Thoracic air- sac	كيس هوائى صدرى
Tonic receptors	أعضاء الاستقبال التوترية
Tormogen cell	خلية تجويف الشعرة
Trachea	قصبة هوائية
Tracheal epithelium	نسيج طلائى قصبى
Tracheoblast	خليه مكونة للقصبة الهوائية
Tracheole	قصبة هوائية
Transmitter	موصل
Trichogen cell	الخلية المولدة للشعرة
Trichoid sensilla	الشعيرات الحسية الثلاثية
Trichromatic theory	نظرية ثلاثى الألوان
Tritocerebrum	المخ الخلفى

U

Ureter	حالب

V

Vein	عرق
Ventilation	تهوية
Ventral diaphragm	حاجز بطنى
Ventral longitudinal trunk	جذع طولى بطنى
Ventral orifice	الحبل البطنى العصبى
Ventral perineural sinus	التجويف العصبى البطنى
Visual acuity	حدة الإبصار

W

Wonnol healing	التآم الجروح

رقم الإيداع ١٩٨٨/٨١٠١

« كتب الدار العربية للنشر والتوزيع »

• فى العلوم الزراعية والإنتاج الحيوانى :

الكتاب	المؤلف
ـ الكائنات الدقيقة .. عمليا	هارى سيلى
ـ دليل الإنتاج التجارى للدجاج « جزء أول ـ جزء ثان »	مالك نورث
ـ عالم الميكروبات	روجر ستاينر
ـ علم الحيوان « جزء أول ـ جزء ثان ـ جزء ثالث ـ جزء رابع »	هيكمان
ـ السيطرة على الآفات	روبرت .ل. ميتكاف
ـ علم التربة والأراضى « مبادىء وتطبيقات »	هوزنيلر
ـ الاقتصاد الزراعى « المبادىء والسياسة الزراعية »	كريستوفر ريتسون
ـ النباتات العطرية ومنتجاتها الزراعية والدوائية	الشحات نصر أبو زيد
ـ أساسيات علم الوراثة	سيد حسنين ، فتحى عبد التواب
ـ الاتجاهات الحديثة فى المبيدات ومكافحة الحشرات (جزء أول ـ جزء ثان)	محمد عبد المجيد ، زيدان عبد الحميد
ـ التغذية العلمية والتطبيقية « للدجاج ـ الطيور بأنواعها ـ الأرانب ـ الأسماك »	أسامة الحسينى ، صلاح أبو العلا
ـ أساسيات إنتاج الخضر ، وتكنولوجيا الزراعات المكشوفة والمحمية « الصوبات »	أحمد عبد المنعم حسن
ـ التدريبات الوراثية المعملية ـ مبادىء علم الوراثة	إلدون جاردنر
ـ مقدمة فى نباتات الزينة	روى لارسون
ـ محاصيل الخضر	طومسون
ـ حيوانات المزرعة	جون هاموند
ـ علم البساتين	جانيك
ـ أساسيات أمراض النبات	دانيال روبرتس
ـ مقدمة فى علم تقسيم النبات	قاسم فؤاد السحار
ـ التحليل الطيفى للأنظمة الكيميائية والبيوكيميائية	عبد المنعم محمد الأعسر
ـ مقدمة فى علم المحاصيل « أساسيات الإنتاج »	عبد العظيم أحمد عبد الجواد وآخرون
ـ الحشرات « التركيب والوظيفة » (جزء أول ـ جزء ثان)	تشابمان
ـ بساتين الفاكهة المستديمة الخضرة ـ بساتين الفاكهة المتساقطة الأوراق	وليم تشاندلر
ـ إنتاج اللبن واللحم من المراعى	ويلكنسون

• سلسلة العلم والممارسة فى المحاصيل الزراعية :

الكتاب	المؤلف
ـ الطماطم ـ البطاطس ـ البصل والثوم ـ القرعيات ـ تكنولوجيا الزراعات المحمية « الصوبات » ـ الخضر الثمرية .	أحمد عبد المنعم حسن
ـ كروم العنب وطرق إنتاجها	جميل سوربال وآخرون

• فى العلوم الحيوية والأغذية :

الكتاب	المؤلف
ـ الغذاء بين المرض وتلوث البيئة .	أحمد عبد المنعم عسكر ، محمد حتحوت
ـ الطريق إلى الغذاء الصحى . « أسس صحية علمية تطبيقية »	مصطفى عبد الرزاق نوفل
ـ أساسيات علوم الأغذية والتصنيع الغذائى .	محمد على حميض وآخرون
ـ المواد الحافظة للأغذية .	إيرش لوك
ـ التغذية الصحية للإنسان .	موترام
ـ أسس علوم الأغذية	جون نيكرسون
ـ الأطعمة ودورها فى التغذية والجداول الغذائية	مصطفى كمال مصطفى

مطابع المكتب المصرى الحديث
MODERN EGYPTIAN PRESS

ISBN. 977-1475-28-2.